INTERACTIONS D'INCOMPATIBILITÉ ENTRE HOMOCARYONS DU BASIDIOMYCÈTE BIFACTORIEL *LENZITES BETULINUS*. UNE PHÉROMONE DE RÉPULSION SEXUELLE?

Grégoire L. HENNEBERT*, Sophie PASCAL* & Max COSYNS**

* Mycothèque de l'Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve,
** Centre de Recherche sur les Réflexes Corticaux, Bruxelles

ABSTRACT. The tetrapolarity and multiallelism of *Lenzites betulinus* are confirmed as established by Vandendries and Brodie in 1932. The genotype of the four compatibility groups is re-attributed after detection by retroconfrontation of heterocaryosis in A=B≠ confrontations. The phenotypes of interactions between hemi-compatible homocaryons, particularly that of "sexual barrier" (A≠B=), [redacted] redescribed. The hyphothesis of [redacted] gazeous production as the agent of mutual sexual repulsion by Vandendries and Brodie is revised as [redacted] repulsive pheromone production.

RÉSUMÉ. La tétrapolarité et le multiallélisme de *Lenzites betulinus* établis par Vandendries et Brodie en 1932 sont confirmés. Le génotype des 4 groupes de compatibilité est réattribué après détection par rétroconfrontation de l'hétérocaryose dans les confrontations A≠B=. Les phénotypes des interactions entre homocaryons hémi-compatibles, en particulier celui de "barrage sexuel" (A≠B=), sont redécrit. L'hypothèse de Vandendries et Brodie de l'intervention d'émanations gazeuses dans la répulsion sexuelle mutuelle est revue comme celle d'une phéromone de répulsion.

MOTS CLÉS- *Lenzites betulinus*, incompatibilité, barrage, hormone, phéromone, sexualité.

INTRODUCTION

Lenzites betulinus (L.:Fr.)Fr. est un champignon basidiomycète bifactoriel tétrapolaire (Vandendries & Brodie, 1933a, 1933b, 1933c). Une espèce bifactorielle est celle dont la fertilité est contrôlée par deux facteurs d'incompatibilité A et B (Kniep, 1920; Papazian, 1950; Parag, 1965a; Casselton 1978; Boidin, 1980). Un facteur est un complexe de gènes tandis que les allèles représentent les différents états alternatifs d'un gène (C.A. Raper, 1978).

A et B sont des facteurs d'incompatibilité non liés mais composés chacun de deux loci Aα et Aβ, Bα et Bβ liés entre eux et composés de plusieurs gènes (Raudaskoski, 1973). Ceux-ci sont sous forme d'au moins deux allèles. Deux souches sont compatibles quand elles possèdent des allèles différents dans au moins un des deux loci composant chaque facteur (J.R. Raper 1966; Koltin, 1978; C.A. Raper, 1985, Casselton, 1978). On parle de hémi-compatibilité ("hemi-compatibility", Parag, 1965a; Dick, 1965) entre deux souches lorsque celles-ci ne diffèrent que par un des deux

facteurs A ou B, les allèles de l'autre facteur étant identiques. Sauf cas particuliers, des souches sont incompatibles quand les allèles des deux facteurs sont identiques (Papazian, 1950; Parag, 1965a).

La fonction des facteurs A ou B a été proposée pour la première fois par Oort (1929, 1930), mais plus tard dans un sens inverse par Fulton (1950). Depuis, il est généralement admis que le facteur A génère et régule l'appariement des noyaux, la division nucléaire conjuguée et la formation de l'anse ou boucle d'anastomose. Le facteur B régule la migration nucléaire du noyau "envahisseur" vers les hyphes apicaux du thalle envahi et l'anastomose des anses cellulaires (Day, 1965; J.R. Raper, 1966; C.A. Raper, 1978). Ces facteurs sont activés lorsqu'ils sont présents sous des formes alléliques différentes dans les deux noyaux partenaires (Smythe, 1973; Niederpruem, 1980). Ni l'activation du facteur A, ni celle du facteur [redacted] n'est capable, seule, de former un dicaryon fertile. Les mécanismes cellulaires qu'initient les facteurs A et B activés se combinent afin de former une structure dicaryotique (J.R. Raper, 1966; Casselton, 1978; C.A. Raper, 1983).

Le mycélium issu d'une spore méiotique est dit mycélium monosperme, mycélium primaire, mycélium haploïde (Vandendries, 1923a), mycélium monocaryotique ou "monocaryon" (Papazian, 1950), ne possédant que des noyaux isolés issus du noyau unique de la basidiospore, ou encore mycélium homocaryotique, à noyau d'un seul type, ou "homocaryon", terme que préfère Parag (1965a). La fusion de deux homocaryons donne un mycélium secondaire. Si les homocaryons sont compatibles, ce mycélium secondaire est dicaryotique, à noyaux appariés. S'ils sont hémi-compatibles et donnent un mycélium secondaire, celui-ci est un hétérocaryon, dont les articles contiennent des noyaux non appariés en nombre variable (Koltin & Flexer, 1969).

La formation d'un dicaryon entre deux hyphes compatibles d'une espèce tétrapolaire, telle que *Schizophyllum commune*, débute par la fusion somatique des deux hyphes. Après quelques heures, les allèles du facteur B des deux noyaux partenaires interagissent par un mécanisme encore mal connu et les fonctions dépendant du facteur B s'ensuivent. Il y a augmentation de la production d'enzymes hydrolytiques spécifiques, principalement de R-glucanase, qui entraînent la dissolution des septa et la migration nucléaire vers les hyphes apicaux. Pendant cette période, la croissance des hyphes se ralentit. Quand les noyaux "envahisseurs" ont atteint les hyphes apicaux (40 heures plus tard environ), la fonction du facteur A est initiée. La R-glucanase est inhibée et la paroi des septas est restaurée. La croissance normale des hyphes est rétablie. Les noyaux s'apparient et se divisent de manière conjuguée. L'anse d'anastomose se forme à chaque article du mycélium. Finalement, le facteur B intervient dans l'anastomose des anses avec la cellule proximale. Dans la formation du dicaryon, les deux facteurs agissent donc alternativement. De la fusion somatique à l'établissement d'un dicaryon stable, le processus peut prendre 2 à 5 jours. Le rôle du facteur B dans la formation de l'hétérocaryon issu d'homocaryons hémi-compatibles à facteur B différent est également celui de la dissolution enzymatique des septa permettant la migration nucléaire (Koltin & Flexer, 1969; Raudaskoski, 1973; Mayfield, 1974; Marchant & Wessels, 1974; Casselton 1978; C.A. Raper, 1983; Kues & Casselton, 1992).

Dans cet article, les quatre groupes de compatibilité d'homocaryons de *Lenzites betulinus* isolés d'un même carpophore ont été reconnus et leur génotype de compatibilité sexuelle déterminé sur la base des interactions manifestées lors des confrontations et des rétroconfrontations. Ces interactions sont observées et décrites, compte tenu des données déjà acquises. Ensuite, l'énigme que représente l'interaction dite de "barrage sexuel" (Vandendries, 1931, 1932a, 1932b; Vandendries & Brodie, 1933a, 1933b, 1933c) entre homocaryons ayant leur facteur d'incompatibilité B identique est reconsidérée. L'hypothèse explicative de la formation de ces barrages, formulée par Vandendries & Brodie (1933c) et Vandendries (1934a), est revue à la lumière de nos observations et des connaissances actuelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Origine des souches

Des homocaryons de trois récoltes différentes de *Lenzites betulinus* ont été obtenues par isolement monosperme: (1) MUCL 38100: carpophore, récolté par A. Fraiture, le 5 décembre 1992, dans le bois de Rasbeed, Villers-sur-Semois, Belgique (homocaryons MUCL 38101 à 38116); (2) MUCL 31428: carpophore , récolté par A. Hennebert en novembre 1990 en Forêt de Soignes, Rouge Cloître, Auderghem, Belgique (homocaryons MUCL 31429, 31433, 31435 et 34842, représentant les 4 groupes de compatibilité); (3) MUCL 38118: carpophore récolté par E. Berger en décembre 1992, en Forêt de Soignes, Boisfort, Belgique (homocaryons MUCL 38549, 38550, 38551 et 38552, représentant les 4 groupes de compatibilité).

Confrontations

Les homocaryons sont confrontés deux à deux afin de déterminer le groupe de compatibilité auquel ils appartiennent. Deux implants d'environ 3 mm de côté, provenant respectivement des deux homocaryons à confronter, sont déposés sur milieu gélosé à 2% d'extrait de malt (MA2%), dans une boîte de Petri, à une distance de 7 à 10 mm. De plus, chaque homocaryon est confronté à lui-même. La croissance des deux colonies l'une vers l'autre est mesurée et observée à la loupe stéréoscopique ou sous le microscope après 40h, 52h et 64h d'incubation et photographiée après dix jours.

Rétroconfrontations

La procédure de détermination des facteurs d'incompatibilité consiste dans une première confrontation entre les homocaryons hémi-compatibles et la confrontation en retour de chaque mycélium confronté avec l'homocaryon compatible du partenaire hémi-compatible afin d'en vérifier l'hétérocaryose (Papazian, 1950; Eger, 1978, Desai & Peerally, 1994). La compatibilité de retour prouve l'hétérocaryose et donc l'activation du facteur B par des allèles différents (B≠) dont la fonction est de commander la migration du noyau "envahisseur" ("migrating or migrant nucleus", Snider, 1965; "foreign nucleus", Mayfield, 1974) jusque dans les hyphes apicaux lors de la première confrontation des deux souches hémi-compatibles.

Lorsque deux souches hémi-compatibles sont confrontées, l'alternative suivante se présente. Ou bien les allèles du facteur A sont différents et ceux du facteur B identiques dans les deux homocaryons, le noyau partenaire, après fusion somatique des hyphes, ne migre pas vers les hyphes apicaux, mais des fausses boucles (anses non anastomosées et sans noyau) peuvent être observées dans la zone de confrontation. Ou bien les allèles du facteur B sont différents et ceux du facteur A identiques dans les deux homocaryons, la migration du noyau envahisseur vers les hyphes apicaux s'effectue après fusion somatique, par dissolution des septa, sans formation ni de fausses ni de vraies boucles dans la zone de confrontation et dans le mycélium.

Exemples

(1) 1e confrontation — A1B1 x A2B1 (B commun)
implants prélevés — A1B1(?+A2B1) ou A2B1(?+A1B1)
rétroconfrontation — x A1B2 x A2B2
observation — incompatibilité
résultat — implants = homocaryons A1B1 et A2B1

(2) 1e confrontation — A1B1 x A1B2 (B différent)
implants prélevés — A1B1(?+A1B2) ou A1B2(?+A1B1)
rétroconfrontation — x A2B1 x A2B2
observation — compatibilité
résultat — implants = hétérocaryons A1B1(+A1B2) et A1B2(+A1B1)

Un homocaryon par groupe de compatibilité est choisi pour l'essai. Les homocaryons hémi-compatibles entre eux sont confrontés par paire selon les quatre combinaisons possibles sur milieu MA2% dans une boîte de Petri, à une distance de 7 à 10 mm et incubés.

Dans un délai court de 3 à 7 jours suivant l'espèce, un implant est prélevé de chaque mycélium 1 et 2 à l'opposé de la zone de contact. Dans certains cas, il importe de veiller à ce que l'implant prélevé ne contienne pas d'hyphes provenant de l'homocaryon partenaire. On confronte dans une nouvelle boîte de Pétri l'implant du mycélium 1 à un implant d'une souche 3 totalement compatible avec la souche 2 (et donc hémi-compatible avec la souche 1). Dans une seconde boîte, on confronte l'implant du mycélium 2 à [illegible] implant d'une souche 4 compatible avec la souche 1 (et donc hémi-compatible avec la souche 2).

Conformément à l'alternative ci-dessus, les résultats de la rétroconfrontation sont les suivants. S'il n'y a pas compatibilité en rétroconfrontation les deux homocaryons hemi-compatibles confrontés sont A≠B=. S'il y a compatibilité les homocaryons hémi-compatibles confrontés sont A=B≠.

Notons qu'il est nécessaire d'effectuer les rétroconfrontations sur chacun des mycéliums confrontés, afin de mettre éventuellement en évidence une hétérocaryose unilatérale.

De la conclusion tirée, on déduit les génotypes de compatibilité mis en oeuvre. Compte tenu de la différence allélique à appliquer aux hémi-compatibles, la première attribution du numéro des allèles est arbitraire dans la descendance d'un

premier carpophore donné. Le croisement de cette première lignée avec les lignées de carpophores différents permet de déterminer les allèles communs. La détermination des groupes et des génotypes de compatibilité restent nécessaires dans chaque lignée à allèles différents.

Observation du mycélium [redacted] confrontation in vivo

L'emploi d'une membrane de collodion permet par sa transparence une observation facile du mycélium en croissance sous le microscope. Ces membranes sont préparées comme suit (P. Lanquetin, communication personnelle). Une solution de 3 [redacted] de nitrocellulose dans 60 ml d'éther diéthylique et 35 ml d'alcool éthylique est déposée sur une lame de microscope préalablement lavée dans de l'alcool éthylique absolu et munie de deux petits carrés de gaze à ses extrémités. Après séchage à l'air pendant quelques minutes, les lames sont immergées dans de l'alcool à 70%, et les films y sont détachés des lames et stockés. Ces membranes de collodion sont destinées à recouvrir une goutte de malt liquide déposée sur lame microscopique stérile et inoculée à une distance d'environ 1 cm des deux souches à confronter. L'oxygène diffuse à travers la membrane et permet une croissance aisée du mycélium. L'inoculum provient d'une préculture en milieu liquide à 2% d'extrait de malt. Les lames inoculées et recouvertes de collodion sont maintenues en condition stérile, sur un support de verre, en boîte de Petri garnie d'un papier filtre humide. Une technique similaire utilise des bandes de fine feuille de cellophane préstérilisées dans de l'eau.

Mesure de la vitesse de croissance

Un implant de 6 mm de diamètre de mycélium jeune est déposé au centre de 2 boîtes de Petri d'un diamètre de 14 cm, sur milieu MA2% et à température ambiante (20°C). Le diamètre des colonies est mesuré chaque 24 heures dans deux sens opposés jusqu'à ce que les colonies aient atteint la marge de la boîte. La première mesure, effectuée à 48 heures, sert de valeur zéro et sera déduite des valeurs mesurées par la suite.

GÉNOTYPE ET PHÉNOTYPE [redacted] HOMOCARYONS, DICARYONS ET HÉTÉROCARYONS [redacted] *LENZITES BETULINUS*

Résultats

1. Détermination des groupes de compatibilité

Seize homocaryons isolés du carpophore MUCL 38100 de *Lenzites betulinus* ont été confrontés deux à deux. Après une dizaine de jours, quatre types d'interaction sont observés et permettent le regroupement des homocaryons en quatre groupes prouvant la présence des facteurs d'incompatibilité A et B. La présence d'anses d'anastomose a été vérifiée en tous les cas au microscope. Les quatre interactions observées sont reprises dans le Tableau 1.

Les quatre interactions observées s'y définissent comme suit.

+ : compatibilité entre les deux souches, présence d'anses complètes d'anastomose.
÷ : hémi-compatibilité, formation d'un barrage avec répulsion des hyphes aériens, fusions somatiques et présence de fausses boucles dans la zone de barrage. Le symbole ÷ est similaire à celui proposé et utilisé par Vandendries (1931, 1932a, 1933a) et Vandendries & Brodie (1933c).
- : hémi-compatibilité, phénotype "plat", réduction de la croissance, inhibition du développement d'hyphes aériens et absence de fausses boucles.
= : incompatibilité (entre souches du même groupe de compatibilité), mélange des mycéliums sans formation de ligne de démarcation, ni réduction de croissance, ni fausses boucles

Les facteurs allélomorphes indiqués au Tableau 1 pour chaque groupe de compatibilité n'ont été déterminés qu'après rétroconfrontation.

Lenzites betulinus est donc effectivement un basidiomycète bifactoriel tétrapolaire comme déterminé par Vandendries & Brodie (1933a, 1933b, 1933c).

2. Détermination du génotype des groupes de compatibilité par rétroconfrontation

Un homocaryon par groupe de compatibilité I, II, III et IV a été retenu pour confrontation et rétroconfrontation: MUCL 38103, 38109, 38107 et 38111 respectivement, issus du même carpophore MUCL 38100.

Seules les confrontations caractérisées par des interactions d'hémi-compatibilité ÷ ou - sont effectuées. Elles entrainent ou non la migration unilatérale ou bilatérale de noyaux partenaires dans le mycélium opposé et une hétérocaryose.

(I x III)	MUCL 38103 x 38107	interaction ÷
(I x II)	MUCL 38103 x 38109	interaction -
(IV x III)	MUCL 38111 x 38107	interaction -
(IV x II)	MUCL 38111 x 38109	interaction ÷

Après 7 jours de confrontation, les rétroconfrontations sont effectuées entre les huit mycéliums de première confrontation marqués d'une astérisque (potentiellement enrichis d'un noyau étranger) et les souches compatibles de ce dernier.

(I x III)	MUCL 38103* (+ ?38107) x 38109	(II)	compatible de 38107
	MUCL 38107* (+ ?38103) x 38111	(IV)	compatible de 38103
(I x II)	MUCL 38103* (+ ?38109) x 38107	(III)	compatible de 38109
	MUCL 38109* (+ ?38103) x 38111	(IV)	compatible de 38103
(IV x III)	MUCL 38111* (+ ?38107) x 38109	(II)	compatible de 38107
	MUCL 38107* (+ ?38111) x 38103	(I)	compatible de 38111
(IV x II)	MUCL 38111* (+ ?38109) x 38107	(III)	compatible de 38109
	MUCL 38109* (+ ?38111) x 38103	(I)	compatible de 38111

Après 21 jours de rétroconfrontation, la présence (+) ou l'absence (-) de boucles d'anastomose est observée (Tableau 2).

Tableau 1. Confrontation des homocaryons MUCL 38101 à 38116 issus du même carpophore MUCL 38100

		GROUPE I (A1B1)				GROUPE II (A1B2)				GROUPE III (A2B1)				GROUPE IV (A2B2)			
	MUCL	38103	38108	38110	38116	38101	38104	38109	38113	38107	38112	38114	38115	38102	38105	38106	38111
G R	38103	=	=	=	=	-	-	-	-	÷	÷	÷	÷	+	+	+	+
O U	38108		=	=	=	-	-	-	-	÷	÷	÷	÷	+	+	+	+
P E	38110			=	=	-	-	-	-	÷	÷	÷	÷	+	+	+	+
I	38116				=	-	-	-	-	÷	÷	÷	÷	+	+	+	+
G R	38101					=	=	=	=	+	+	+	+	÷	÷	÷	÷
O U	38104						=	=	=	+	+	+	+	÷	÷	÷	÷
P E	38109							=	=	+	+	+	+	÷	÷	÷	÷
II	38113								=	+	+	+	+	÷	÷	÷	÷
G R	38107									=	=	=	=	-	-	-	-
O U	38112										=	=	=	-	-	-	-
P E	38114											=	=	-	-	-	-
III	38115												=	-	-	-	-
G R	38102													=	=	=	=
O U	38105														=	=	=
P E	38106															=	=
IV	38111																=

Tableau 2. Rétroconfrontation de mycéliums hémi-compatibles de *Lenzites betulinus* MUCL 38100

Première confrontation	Seconde confrontation (rétroconfrontation)	Résultat de rétroconfrontation
(I x III) 38103 x 38107	38103* x 38109 (II)	-
	38107* x 38111 (IV)	-
(I x II) 38103 ■ 38109	38103* ■ 38107 (III)	+
	38109* x 38111 (IV)	+
(IV x III) 38111 x 38107	38111* x 38109 (II)	+
	38107* x 38103 (I)	+
(IV ■ II) 38111 x 38109	38111* x 38107 (III)	-
	38109* x 38103 (I)	-

La compatibilité indique que les mycéliums testés sont hétérocaryotiques et que les groupes I et II, de même que les groupes III et IV, diffèrent par leur facteur B, tandis que les groupes I et III, comme les groupes II et IV, diffèrent par leur facteur A. Ces dernières combinaisons I x III et II x IV sont précisément celles qui ont développé un barrage sexuel.

Dès lors les homocaryons de *Lenzites betulinus* classés en quatre groupes peuvent se voir attribuer les facteurs d'incompatibilité donnés dans le Tableau 3 à partir d'une première attribution arbitraire du géntoype A1B1 à un des quatre groupes, devant toutefois respecter dans l'attribution des allèles aux autres groupes le fait que l'hétérocaryose par migration nucléaire est convenue comme due à A=B≠. Si nous choisissons, en l'absence de souches de référence, d'attribuer le génotype A1B1 aux souches du groupe 1, les autres génotypes sont les suivants.

Tableau 3. Génotypes des groupes de compatibilité chez *Lenzites betulinus* MUCL 38100

Groupe	homocaryons	facteurs d'incompatibilité
I	38103, 38108, 38110, 38116	A1B1
II	38101, 38104, 38109, 38113	A1B2
III	38107, 38112, 38114, 38115	A2B1
IV	38102, 38105, 38106, 38111	A2B2

Si nos observations sont exactement conformes et même complètent celles de Vandendries & Brodie (1933a, 1933b, 1933c) et Vandendries (1934b), les génotypes attribués aux homocaryons sont tels que les formules de confrontation entre hémi-compatibles sont exactement inverses de telle sorte que le barrage sexuel se forme entre souches A≠B= et non A=B≠ comme l'avaient décidé ces auteurs.

3. Caractérisation des homocaryons [redacted] confrontation et des hétérocaryons

Le phénotype cultural des homocaryons de *Lenzites betulinus* en culture pure correspond exactement aux descriptions de Nobles (1948), Stalpers (1978) et Ryvarden & Gilbertson (1993).

Tableau 4. Caractères phénotypiques des différentes confrontations.

Génotypes	A≠B≠	A≠B=	A=B≠	A=B=
Interaction en confrontation	+ démarcation puis mélange	÷ répulsion barrage	- "plat"	= mélange
Caractères culturaux	mycélium secondaire grumeleux feutré blanc-crème	mycélium primaire aérien dense, bourrelets de barrage, quelques hyphes rampants dans la zone de confrontation	mycélium hétérocaryotique aérien ténu, feutrage "plat", pas de barrage	mélange des 2 homocaryons mycélium aérien dense, pas de barrage
morphologiques	anses complètes d'anastomose	fausses boucles	pas de boucles	pas de boucles
cytologiques	fusions somatiques, copulation, mycélium dicaryotique	fusions somatiques, hétérocaryon limité à quelques cellules, instable, pas de migration de noyaux	fusions somatiques, hétérocaryon B≠ stable, migration des noyaux	homocaryons
Croissance de l'homocaryon	ralentie	ralentie	ralentie	inchangée
Croissance du produit	augmentée (Fig.1)	-	lente (Fig. 2)	-

La vitesse de croissance sur milieu gélosé en phase exponentielle varie quelque peu d'un homocaryon à l'autre (Fig. 1 & 3). Le Tableau 4 résume les caractères phénotypiques observés lors des confrontations d'homocaryons.

Les hétérocaryons à noyaux de facteur A commun et B différent produits lors de ces confrontations ont été isolés et retenus: MUCL 38559 = 38103(+38109), MUCL 38560 = 38107(+38111), MUCL 38561 = 38109(+38103), et MUCL 38562 = 38111(+38107).

Repiqués à plusieurs reprises, ces hétérocaryons se montrent stables, ne retournant pas au génotype ni au phénotype de l'un ou l'autre des homocaryons parentaux. Ils gardent un phénotype moins dense, de type plat ("flat"), pratiquement dépourvu d'hyphes aériens et leur génotype reste hétérocaryotique. Leur vitesse de croissance est plus faible que celle des homocaryons correspondants (Fig. 3). Leur vitesse moyenne de croissance n'atteint que 160 µm/heure tandis que celle d'un homocaryon s'élève à 250 µm/heure.

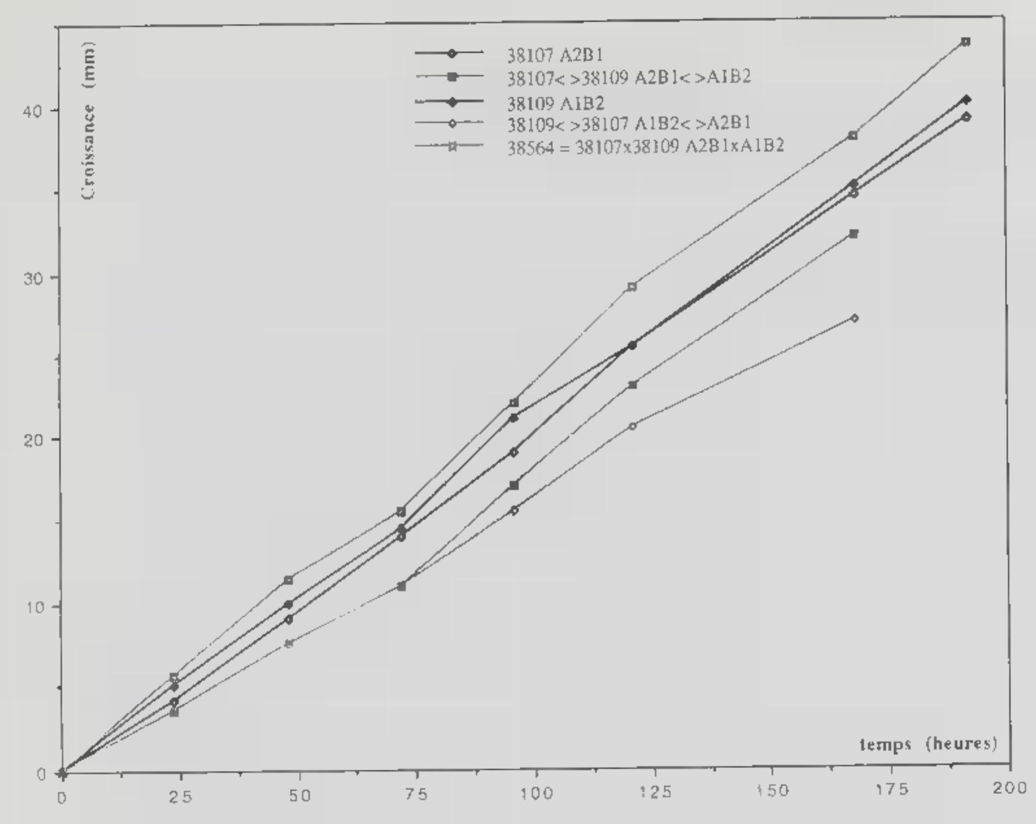


Fig. 1. - Courbes de croissances comparées des homocaryons seuls, des homocaryons en confrontation de compatibilité et du dicaryon.

4. Confrontation d'homocaryons issus de carpophores différents

Des homocaryons isolés de trois lignées différentes de *Lenzites betulinus* ont été confrontés. Tous les croisements effectués ont été compatibles, des anses d'anastomose étant formées à tous les septas des mycéliums partenaires après une dizaine de jours d'incubation. Les facteurs d'incompatibilité A et B sont donc présents dans les 3 lignées étudiées sous 6 allèles différents. Les allèles 1 et 2 ont été attribués aux facteurs A et B de la lignée MUCL 38100, les allèles 3 et 4 aux facteurs A et B de la lignée MUCL 31428 et les allèles 5 et 6 aux facteurs A et B de la lignée MUCL 38118.

Discussion

1. La fonction des facteurs A et ■ et l'attribution des génotypes

L'attibution des génotypes AB, ab, Ab, aB ou A1B1, A2B2, A1B2, A2B1 aux souches des quatre groupes de compatibilité serait purement arbitaire, vingt quatre

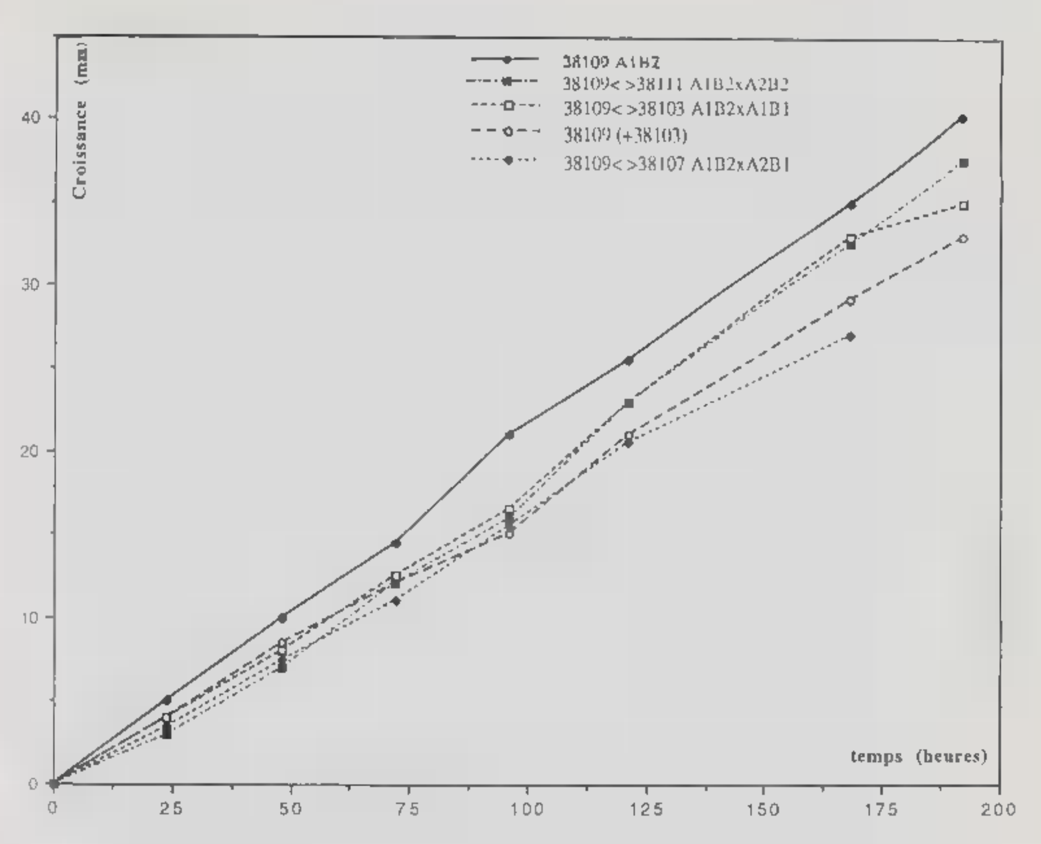


Fig. 2 - Courbes de croissance comparées de l'homocaryon 38109 seul et de l'homocaryon 38109 dans diverses confrontations vis-à-vis de 38107, 38103 et 38111.

combinaisons étant possibles, s'il n'existait deux principes qui permettent de réduire l'arbitraire à quatre combinaisons possibles et d'assurer la cohérence dans les études d'une même espèce et d'espèces différentes: (1) Les croisements fertiles d'homocaryons hétérothalles résultent toujours du croisement A≠B≠. (2) Les croisements stériles autres qu'isogéniques (A=B=), donc hémi-compatibles de formule A≠B= ou A=B≠ seront de formule A=B≠ lorsqu'ils forment un hétérocaryon stable.

Oort (1929) reconnaît la tétrapolarité du *Coprinus fimetarius* et en caractérise les quatre groupes de compatibilité par des phénotypes différents. Il est le premier à lier les barrages entre hémi-compatibles aux facteurs d'incompatibilité. Analysant les résultats de ses croisements de souches monospermes de *Coprinus fimetarius* et ceux obtenus par Vandendries (1927) chez *Coprinus micaceus* et pensant devoir tenir compte de la variabilité de certaines interactions que Kniep (1929) attribue arbitrairement au facteur A≠, Oort (1929, 1930) attribue à ses souches et aux souches de Vandendries un génotype qui le conduit à lier les barrages sexuels qu'il observe entre hémi-compatibles aux combinaisons ABxAb et aBxab, donc de formule A=B≠.

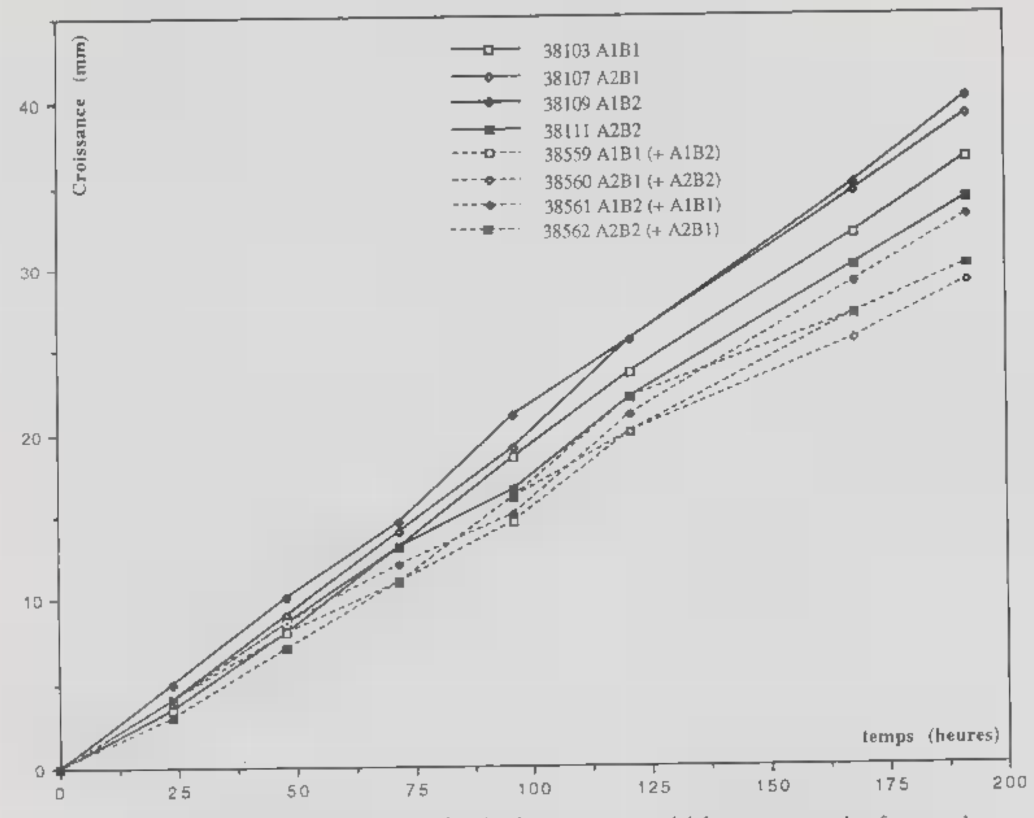


Fig. 3. - Courbes de croissance comparées des homocaryons et hétérocaryons par les facteurs de compatibilité A commun et B différent résultant des croisements avec barrage.

affirmant toutefois ne pas savoir lequel des facteurs A= ou B≠ est responsable des barrages. Sa décision résulte en tous cas d'un choix arbitraire. Eut-il pris une autre décision, les barrages sexuels observés eussent été attribués à la combinaison A≠B=.

Prenant comme critères les phénotypes décrits par Oort (1929) dans les interactions hémi-compatibles (A≠B=: croissance ralentie, inhibition des hyphes aériens, pas de ligne de séparation, A=B≠: répulsion mutuelle, zone de barrage, croissance et feutrage normal), Vandendries (1931, 1932a, 1932b, 1933a, 1933b), Vandendries & Brodie (1933a, 1933b, 1933c), Vandendries dans tous ses travaux ultérieurs, Brodie (1936, 1948), Quintanilha (1935) Quintanilha & Pinto-Lopes (1950) et d'autres adoptèrent les génotypes fixés par Oort (1929, 1930) pour les différents phénotypes culturaux obtenus lors des confrontations.

De plus, Oort (1930, p. 109, tab. 7) fut apparemment le premier à appliquer la rétroconfrontation entre des souches hémi-compatibles déjà confrontées et les souches homocaryotiques. Il observe ainsi chez *Coprinus fimetarius* que les croisements auxquels il donne la formule A≠B= produisent un "Mischmyzel" (hétérocaryon) et sont associés à une réduction de la croissance et une inhibition des hyphes aériens tandis

que les croisements auxquels il donne la formule A=B≠ maintiennent le mycélium primaire sans mélange ("keine Mischmyzel") séparés par une forte répulsion mutuelle. Par cette rétroconfrontation, Oort ajoutait un nouveau critère, celui de l'hétérocaryose, dans la reconnaissance des interactions entre hémi-incompatibles et l'attribution de leur formule génotypique.

Malencontreusement, une attribution inverse des génotypes, en opposition directe à celle de Oort (1929, 1930) et des auteurs qui l'ont suivi jusque Brodie (1948) est due, apparemment, à Fulton (1950). En effet, reprenant les travaux de Brodie (1948) sur *Cyathus stercoreus* mais ne pouvant donner à ses souches les génotypes des souches reçues de Brodie, celles-ci étant mortes, Fulton (1950) décida arbitrairement et sans tenir compte des nombreux travaux antérieurs, des génotypes de ses souches. Elle donna la formule A=B≠ aux souches hémi-compatibles formant un hétérocaryon et la formule A≠B= à l'interaction caractérisée par une "ligne de démarcation" (barrage) et des fausses boucles alors que Oort (1929), puis Vandendries(1932a) et Brodie (1948) l'avaient sur la base de ces caractères attribué à A=B≠. Papazian (1949, 1950) adopte l'option de Fulton, décrivant la formation d'un barrage chez *Schizophyllum commune* sous la formule A≠B= et conséquemment la réduction du développement mycélien qu'il caractérise comme "flat" à la formule A=B≠.

Il est surprenant que J.R. Raper (1966) reprenant de manière détaillée, à la p. 58 de son traité "*Genetics of Sexuality in Higher Fungi*", les travaux de Oort (1929, 1930) et, à la page 64, ceux de Vandendries & Brodie (1933c) et Brodie (1936) sur *Lenzites betulinus*, y cite des formules génotypiques d'interaction entre homocaryons inverses des formules originales données par ces auteurs, sans noter l'inversion, ni [illegible] donner l'origine ni la justification.

Cela étant et ne pouvant plus être corrigé, les fonctions acceptées ici pour les facteurs A et B seront celles de la génétique établie depuis 1950.

L'hétérocaryose attribuée au facteur B≠ chez les homocaryons hémi-compatibles est détectée par le test de rétroconfrontation (Papazian, 1950). Par ce test Papazian reconnaît l'hétérocaryose engendrée et propagée par la migration unilatérale ou bilatérale d'un noyau "envahisseur" hémi-compatible jusque dans les hyphes apicaux due au facteur B≠ (Parag, 1965a; Snider, 1965; Mayfield, 1974) et démontre la stabilité du mycélium hétérocaryotique formé. Par le même test il démontre également la formation d'une hétérocaryose instable de formule A≠B=, limitée à quelques hyphes dans la zone de barrage sans propagation vers les hyphes apicaux. Le même test a été utilisé chez *Armillaria mellea* par Darmono & Burdsall (1992), chez *Coprinus castaneus* par Desai & Peerally (1994).

La rétroconfrontation appliquée à *Lenzites betulinus* sur la base de la fonction donnée au facteur B depuis 1950, a montré que les génotypes des homocaryons hémi-compatibles formant un barrage sont A≠B=.

2. Les quatre phénotypes d'interaction entre homocaryons

Quatre phénotypes d'interaction entre homocaryons ont été décrits par Oort (1929), confirmés et précisés par d'autres (Papazian, 1949, 1950; Fulton, 1950). Ils se

retrouvent comme suit chez *Lenzites betulinus* (Vandendries & Brodie 1933a, 1933b, 1933c).
A≠B≠: arrêt initial de croissance, faible ligne de démarcation masquée ensuite par un mycélium dicaryotique vigoureux à croissance accélérée, boucles d'anastomose.
A=B≠: réduction de croissance, inhibition des hyphes aériens, aspect "plat", hétérocaryose, pas de fausses boucles.
A≠B=: répulsion mutuelle, barrage sexuel, bourrelets marginaux d'hyphes recourbés entremêlés, zone de barrage traversée de quelques hyphes à fausses boucles, croissance légèrement ralentie.
A=B=: croissance et feutrage mycélien des homocaryons, mélange mycélien, croissance normale.

1° A≠B≠: *Compatibilité par facteurs A et B différents. Formation d'un dikaryon (Photo 1)*

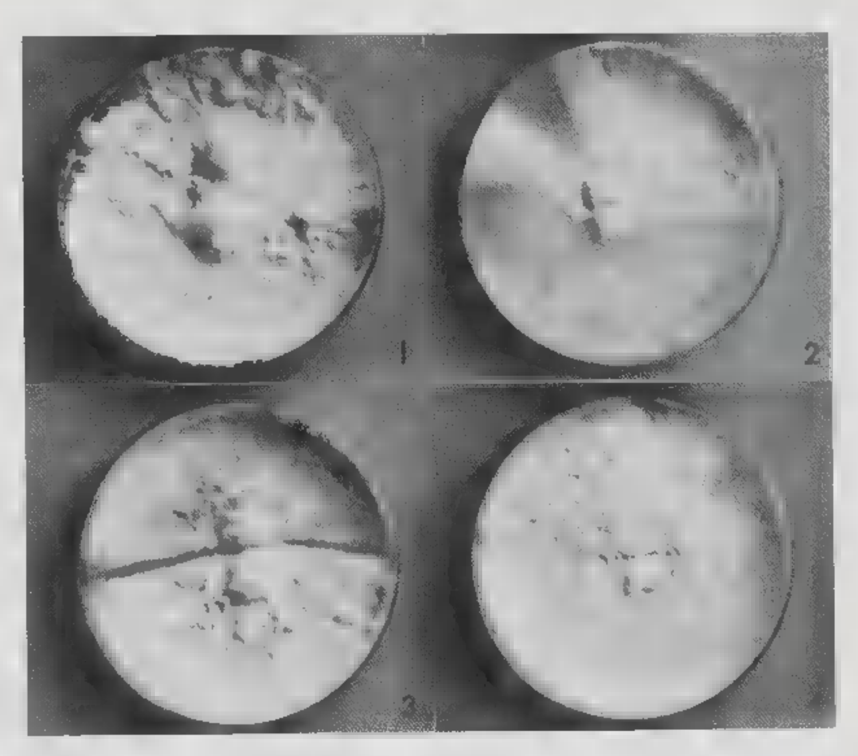
Les homocaryons compatibles de *Lenzites betulinus* réduisent fortement leur croissance dès le contact en formant une ligne de démarcation qui persite durant deux jours. Pendant ce temps il y a fusions somatiques, migration et appariement de noyaux. La ligne de démarcation est ensuite masquée par le développement vigoureux d'un mycélium dicaryotique à croissance rapide (Fig. 1) et à boucles d'anastomose complètes.

2° A=B≠: *Hémi-compatibilité par facteur B différent. Phénotype "plat". Hétérocaryon B≠ (Photo 2)*

Le phénotype "plat" ("flat", Papazian, 1950) est observé chez *Lenzites betulinus* avec feutrage d'hyphes aériens moins dense que celui des homokaryons isolés, et étant très faible par endroits. Il n'y a pas formation de barrage, ni formation de vraies ou de fausses boucles mais il y a hétérocaryotisation des deux mycéliums confrontés. La croissance des homocaryons confrontés est plus faible que celle des mêmes homocaryons cultivés isolément (Fig. 2).

Les fusions somatiques sont de faible fréquence évaluée à 0.7 % des contacts hyphaux chez *Schizophyllum commune* (Ahmad & Miles 1970a). Les hétérocaryons bilatéraux produits chez *Lenzites betulinus* sont stables comme le sont ceux de *Schizophyllum commune* (Papazian, 1950) ou d'*Echinodontium tinctorium* (Wilson, 1990). Isolés ils conservent le même phénotype "plat" et leur génotype propre. Ils résultent d'une migration bilatérale de noyaux "envahisseurs" de chaque partenaire dans l'autre (Dick, 1965; Snider, 1965; Raudaskoski, 1973). La migration bilatérale n'est pas un fait général. La migration est parfois unilatérale, un seul hétérocaryon étant formé, comme chez *Cyathus stercoreus* (Brodie, 1948), ou limitée à la ligne de confrontation comme chez *Coprinus sassii* (Kemp, 1974). Une migration nucléaire bilatérale a été aussi observée chez *Armillaria mellea* (Darmono & Burdsall, 1992).

Chez *Lenzites betulinus*, une diminution sensible de la vitesse de croissance est observée dans les homocaryons en cours d'envahissement par le noyau étranger lors de la confrontation, comparés aux mêmes homocaryons en culture isolée. C'est la même vitesse réduite de croissance qui caractérise l'hétérocaryon B≠ cultivé isolément. Ce fait a été confirmé chez les divers hétérocaryons B≠ obtenus. Papazian (1950) n'a



Photos 1-4. Phénotypes d'interaction entre homocaryons de *Lenzites betulinus* compatibles (1), hémi-compatibles avec hétérocaryose (2), hémi-compatibles avec répulsion (3) et incompatibles (4).

pas mentionné cette croissance réduite de l'hétérocaryon B≠ chez *Schizophyllum commune* mais Parag (1965a) et Anderson & Deppe (1976) la mettent en évidence, de même que Marmeisse (1988) chez *Agrocybe aegerita*. Anderson & Deppe (1976) et C.A. Raper (1983) montrent aussi que le taux de croissance pondérale de l'hétérocaryon B≠ de *Schizophyllum commune* est réduit à la moitié du taux de croissance des homocaryons isolés et du dicaryon de la même lignée.

Koltin & Flexer (1969) décrivent l'hétérocaryon B≠ de *Schizophyllum commune* comme composé de cellules anucléées, uninucléées, binucléées et multinucléées. Le désordre de la répartition des noyaux dans les cellules de l'hétérocaryon résulterait du mouvement des noyaux de cellule à cellule à travers les septa dégradés. Les noyaux n'y sont pas appariés et se divisent de façon asynchrone, puisque le facteur A responsable de la division conjuguée des noyaux est inactif (C.A. Raper, 1983; Kues & Casselton, 1992). La présence de ces noyaux hémi-compatibles, leur répartition et leur division désordonnées pourraient être le frein de la croissance de l'hétérocaryon.

3° A≠B=: *Hémi-compatibilité par facteur A différent. Phénotype "barrage sexuel" (Photo 3)*

Le phénotype observé est celui décrit par Vandendries & Brodie (1933a, 1933b, 1933c) et Vandendries (1934b), une interaction d'"antagonisme sexuel" (Vandendries, 1923a), de "barrage sexuel" (Vandendries, 1931) marquée par la "répulsion" des hyphes aériens (Vandendries & Brodie, 1933c).

Dans la zone d'interaction des deux homocaryons, des hyphes rampent sur l'agar et forment un entrelas mycélien léger. Des fusions d'hyphes par anastomose somatique et des fausses boucles formées par les quelques cellules proches de l'anastomose y ont été observées. Des prélèvements sous loupe stéréoscopique d'hyphes solitaires dans la zone de barrage n'ont permis l'isolement que de mycélium homocaryotique de l'un ou l'autre des génotypes parentaux.

Seulement après une semaine de confrontation, un barrage est visible à l'oeil nu. Les hyphes aériens se "repoussent" et s'incurvent de manière désordonnée formant de chaque côté de la zone d'interaction des bourrelets mycéliens distants de 2 mm. La répulsion affecte de manière beaucoup plus marquée les hyphes aériens que les hyphes rampants ou intramatriciels. Le mycélium produit par les homocaryons en confrontation est plus abondant que celui des mêmes homocaryons cultivés isolément. Sur toute la colonie comme dans les bourrelets du barrage, les hyphes se croisent et s'entremêlent. Ils ne poussent de façon linéaire qu'à la marge en croissance en dehors du front de confrontation. La croissance des homocaryons confrontés est plus faible que celle des mêmes souches isolées.

La formation de barrage sexuel a été observée chez d'autres espèces basidiomycètes tétrapolaires tels *Panaeolus campanulatus* (Vandendries, 1923a, 1923b), *Coprinus micaceus* (Vandendries, 1927), *Coprinus fimetarius* (Oort, 1930), *Panaeolus papilionaceus* (Vandendries, 1931), *Pleurotus columbinus* (Vandendries, 1932a, 1932b), *Pleurotus ostreatus* et *Coriolus zonatus* (Vandendries, 1933b), *Deconica coprophila* (Vandendries, 1937a, 1937b), *Schizophyllum commune* (Papazian, 1950), *Auricularia cornea* (Wong & Wells, 1987), *Echinodontium tinctorium* (Wilson, 1990), *Marasmius rotula* et *Marasmius pyrocephalus* (Gordon & Petersen, 1991), *Agrocybe aegerita* (Marmeisse, 1991).

La formation de fausses boucles caractérise ces interactions hémi-compatibles (Day, 1965; Dick, 1965; Casselton, 1978; Casselton & Economou, 1985; Marmeisse, 1991). Elles prouvent l'existence de fusions somatiques entre les hyphes hémi-compatibles. Des cellules hétérocaryotiques se forment donc, par fusion, sur la ligne de confrontation. La migration nucléaire des noyaux étrangers vers les hyphes apicaux ne s'effectue cependant pas, comme cela fut observé chez *Schizophyllum commune* (Papazian, 1950; Ellingboe, 1964; Parag, 1965a; Koltin & Flexer, 1969; Niederpruem, 1980), chez *Coprinus lagopus* (Smythe, 1973) ou chez *Armillaria mellea* (Darmono & Burdsall, 1992). Il en est de même chez *Lenzites betulinus,* comme le prouve le test de rétroconfrontation. D'ailleurs, nos observations comme celles de Papazian (1950) montrent que l'hérérocaryon est instable.

Vandendries & Brodie (1933a, 1933b, 1933c), Vandendries (1934b) et Brodie (1936), s'ils ont observé quelques hyphes rampant sur la gélose et traversant la zone de

barrage, n'ont pas observé de fusions ni la présence des fausses boucles dans la zone de barrage.

4° A=B=: *Incompatibilité par facteurs A et B communs (Photo 4)*

Lors de leur confrontation les homocaryons de même génotype ne montrent pas un phénotype autre que le leur propre. Les mycéliums se mélangent. Aucune anse d'anastomose ni fausse boucle n'a été observée. Leur vitesse de croissance n'est pas modifiée.

Ce phénomène d'"overlap" ou "hyphal massing" est connu chez *Schizophyllum commune* (Papazian, 1950) ou chez *Echinodontium tinctorium* (Wilson, 1990), contrairement à d'autres basidiomycètes tétrapolaires où un phénomène appelé "barrier" se produit (Wilson, 1990), simplement marqué par une ligne de démarcation lorsque les mycéliums confrontés ne sont pas de la même souche.

Dans la zone de rencontre des deux mycéliums, il y a parfois fusions somatiques et formation de cellules hétérocaryotiques (chez *Schizophyllum commune*, Ellingboe, 1964; Parag, 1965a; Ahmad & Miles, 1970a; Casselton, 1978; Niederpruem, 1980; C.A. Raper, 1983; chez *Armillaria mellea*, Darmono & Burdsall, 1992; chez *Coprinus lagopus*, Smythe, 1973; chez *Agrocybe aegerita*, Marmeisse, 1991). Koltin & Flexer (1969) ne trouve cependant pas plus de 0.4% des contacts entre hyphes donnant des fusions somatiques chez *Schizophyllum commune*. Il n'y a pas migration nucléaire et ces cellules hétérocaryotiques sont instables, retournant vers l'un des génotypes parentaux lorsqu'elles sont repiquées (chez*Coprinus lagopus*, Smythe, 1973; chez *Schizophyllum commune*, Parag, 1965a; chez *Agrocybe aegerita*, Marmeisse, 1991).

3. Confrontation des homocaryons issus de carpophores différents

Le multiallélisme intraspécifique de *Lenzites betulinus* a été établi par Vandendries (1934b) et confirmé par Brodie (1936) et le présent travail. Le multiallélisme des gènes composant les facteurs d'incompatibilité A et B est connue chez de nombreuses espèces de basidiomycètes tétrapolaires, telles *Coprinus fimetarius* (Oort, 1930), *Schizophyllum commune* (Papazian, 1950; Boidin, 1986), *Echinodontium tinctorium* (Wilson, 1990), *Agrocybe aegerita* (Noël *et al.*, 1991), *Serpula lacrymans* (Schmidt & Moreth-Kebernik, 1991), ou bipolaires tel *Marasmius oreades* (Mallet & Harrison, 1988).

Le multiallélisme et l'interfertilité entre isolats ou lignées d'origine différente serait un critère du concept biologique d'espèce (Kühner, 1977; Boidin, 1986). Ce concept d'espèce pourrait cependant ne pas être absolu, une incompatibilité végétative ou somatique entre mycéliums devenus génétiquement différents ("incompatibilité hétérogénique" et "incompatibilité hétérocaryotique") pouvant grâce à un mécanisme de reconnaissance mutuelle *self/non self* diviser l'espèce en individus ("races géographiques", Vandendries, 1929) en voie de spéciation (Day, 1978; Todd & Rayner, 1980; Kemp, 1980). Cette incompatibilité somatique est souvent à l'origine de manifestations morphologiques telles que barrages, aversions, zones neutres, lignes de démarcations (Todd & Rayner, 1980). Ces manifestations n'ont pas été observées entre les 3 lignées de *Lenzites betulinus*.

LE MÉCANISME DE FORMATION DU BARRAGE SEXUEL CHEZ *LENZITES BETULINUS*

La formation d'un barrage sexuel, expression d'une répulsion sexuelle entre thalles hémi-compatibles à facteur A≠ et B=, n'est pas un caractère général des basidiomycètes tétrapolaires. Par contre la conjugaison sexuelle résulte dans divers groupes de champignons d'un phénomène d'attraction attribué à des phéromones d'attraction et de différenciation (Abe *et al.* 1975). Des phéromones de répulsion, si elles existent, sont encore inconnues. Aussi le barrage sexuel des basidiomycètes constitue-t-il une énigme digne d'intérêt.

1. L'hypothèse d'émanations gazeuses de Vandendries et Brodie

Vandendries & Brodie (1933c) ont amplement expérimenté la formation du barrage chez *Lenzites betulinus*, observé et illustré la répulsion mutuelle des hyphes aériens se manifestant par la modification de leur polarité de croissance et leur courbure désordonnée et proposé une première hypothèse explicative. Etant donné la formation de tels barrages alors qu'un contact mycélien entre les deux homocaryons confrontés était supposé rendu impossible par l'interposition de cloisons de nature diverse étanche et non, Vandendries & Brodie (1933c, 1933d) pensèrent d'abord que le barrage était dû à des "radiations" émises par chacun des mycéliums confrontés. Cependant, Vandendries (1934a) poursuivant ses expérimentations, publie dans une note rectificative l'hypothèse reprise ensuite par Brodie (1936) d'"émanations gazeuses" agissant d'une souche sur l'autre "par la voie de l'air" de l'enceinte de culture. Ensuite Cosyns, senior auteur du présent travail, avec la collaboration de Vandendries dans des essais non publiés réalisés de 1934 à 1937, met en évidence par condensation à basse température la production dans l'enceinte de culture de *Lenzites betulinus* d'une substance volatile exerçant un effet réducteur de la croissance. D'autre part par la fixation cytologique de nombreux hyphes apicaux, il observe une désorientation du plan de mitose du noyau dans les hyphes ayant subi une courbure suite à la répulsion sexuelle en bordure du barrage, suggérant par là une réponse génétique de la cellule à l'agent de répulsion sexuelle.

L'hypothèse d'"émanations gazeuses" devrait aujourdhui se traduire en termes de "hormone ou phéromone volatile de répulsion sexuelle", dont la production et la spécificité seraient contrôlées par les facteurs génétiques d'incompatibilité A et B. Une telle hormone ou phéromone provoquerait, lors de la confrontation de deux homocaryons hémi-compatibles B=, un phénomène de répulsion mutuelle se manifestant à distance principalement par une modification de l'orientation de croissance des hyphes aériens (Vandendries & Brodie, 1933c), l'effet de répulsion étant moins net sur les hyphes rampant à la surface du substrat dans la zone d'interaction, voire nul sur les hyphes intramatriciels. Cet effet aboutirait à la formation des bourrelets mycéliens délimitant les deux côtés du barrage. La substance dénommée ici phéromone est supposée volatile pour servir de communication entre hyphes aériens. D'action hormonale sans doute, elle n'est peut-être pas une seule molécule mais pourrait consister en une cascade de molécules dont une seule serait volatile et de communication, une autre de fonction hormonale.

Y a-t-il nécessité d'un contact préalable entre les mycéliums pour la formation du barrage? Dans des essais récents, aucun barrage n'a pu être observé en absence de contact d'hyphes dans la zone de barrage. Lorsque deux de nos homocaryons, hémi-compatibles par le facteur [redacted] commun, MUCL 38103 et 38107, ont été implantés dans les deux compartiments contigus d'une boîte de Petri en polyéthylène divisée par une cloison de même matière dépassant la surface de l'agar de 3 à 6 mm, et incubées à température de 20°C, 12°C, 9°C et 4°C, aucun barrage n'a été observé. Les hyphes de chaque souche finissent par "grimper" sur la paroi après cinq ou six jours, et se rejoindre à son sommet. Deux homocaryons quelconques, compatibles, hémi-compatibles par le facteur A commun ou incompatibles, se comportent de façon identique dans les mêmes circonstances. Cet insuccès trouve peut-être sa raison dans la variabilité de l'intensité de la répulsion, mesurée par la largeur du barrage, que Brodie (1936) a montrée entre des souches d'origine différente et entre des souches de même origine selon leur état de conservation en culture artificielle. En effet Brodie (1936) a observé chez des souches récemment isolées la formation de barrages sexuels de près de 10 mm de large. Nos souches, âgées de deux ans lors de l'essai, n'ont jamais donné de barrage excédant 2 mm.

D'autre part, poursuivant les essais antérieurs de Cosyns et Vandendries, des essais de capture par adsorption des substances volatiles produites par le champignon dans l'enceinte de culture et leur analyse par chromatographie en phase gazeuse indiquent déjà l'existence d'une trentaine de composés de nature et d'activité encore indéterminées.

Phéromones d'attraction sexuelle, nature et fonction

Pour tenter de comprendre les mécanismes possibles d'action de phéromones de répulsion sexuelle, si elles existent, il est utile de considérer brièvement les phéromones d'attraction sexuelle. Les phéromones d'attraction entre partenaires sexuels compatibles des champignons ont déjà été étudiées chez les Oomycètes, les Zygomycètes, les Ascomycètes et les Basidiomycètes. Ces substances émises à distance par un seul ou chacun à tour de rôle des partenaires sexuels seraient reçues par des récepteurs protéiques spécifiques situés en surface des parois hyphales. J.R. Raper (1952), Van den Ende (1983), Gooday (1983b) ont successivement résumé les connaissances sur les phéromones sexuelles des champignons et les systèmes de communication entre partenaires.

Chez les Oomycètes, en particulier les Saprolégnacées du genre *Achlya*, J.R. Raper (1939) [redacted] démontré l'induction hormonale par les hyphes femelles de la formation de filaments anthéridiens porteurs de gamètes chez les hyphes mâles, puis l'émission par ces anthéridies d'une hormone complémentaire induisant le développement des oogones chez les hyphes femelles. Cette morphogenèse induite à distance s'accompagne d'une attraction réciproque. Ces phéromones, alors appelées anthéridiol et oogoniol, ont plus tard été identifiées comme des stérols dont le fucostérol est précurseur (Van den Ende, 1983).

Chez les Zygomycètes, le zygotropisme des Mucorales *Mucor mucedo* et *Blackeslea trispora* est connu depuis longtemps comme le résultat de l'action d'hormones agissant à distance, ou phéromones, spécifiques à chaque polarité sexuelle (Banbury, 1954). Depuis 1971, ces "hormones volatiles zygotropiques" sont reconnues

de nature terpénoïde et identifiées à six acides trisporiques. De même les précurseurs, dénommés "prohormones", spécifiques à chaque génotype sexuel ont été identifiés (Bu'Lock *et al.*, 1974, 1976). Van den Ende (1978) a fait le point sur ces recherches .

Chez les Ascomycètes, des phéromones d'attraction sont identifiées chez plusieurs espèces telles que *Saccharomyces cerevisiae*, *Neurospora crassa*, *Sordaria macrospora* et d'autres. Levi (1956) découvre l'action d'hormones sexuelles diffusibles agissant à distance, appelées "factor a" et "factor α", dans le croisement fertile des génotypes ■ et α de *Saccharomyces cerevisiae*. Cette action consiste dans l'arrêt du bourgeonnement, un gonflement, l'élongation des cellules partenaires, l'attraction de l'une vers l'autre et la fusion. L'attraction entre cellules de sexe opposé conduit à l'agglutination des cellules et la floculation dans le cas des levures (Brock, 1958). Le "factor α" est un mélange de 4 peptides comprenant de la méthionine. Le "factor a", beaucoup plus hydrophobe, est un farnesyl-ondécapeptide dépourvu de méthionine. Ces deux phéromones ont été synthétisées. Les gènes a et α correspondants ont été identifiés (Gooday, 1983b). Le mécanisme de réception du signal et de sa transmission dans la cellule est connu (Sprague, 1991).

Chez les Basidiomycètes, peu de phéromones sont connues. L'action de phéromones diffusibles de conjugaison est démontrée par Bandoni (1965) chez *Tremella mesenterica*. Classées comme "érogènes" par Machlis (1972), ces phéromones sont analysées par Reid (1974) qui les caractérise comme de petits peptides non polaires de poids moléculaire inférieur à 1000 et isolées par Sakagami *et al.* (1979, 1981) qui les dénomment trémérogène A-10 et a-13. Chez *Rhotosporidium toruloides*, espèce bipolaire unifactorielle, deux phéromones sexuelles diffusibles, des farnesyl-ondécapeptides (lipopeptides) dénommés rhodotorucine A et a, sont isolées et déterminées par Tsuchiya *et al.* (1978) comme spécifiques des génotypes A et a. La phéromone rhodotorucine A est reçue et hydrolysée au niveau de l'enveloppe cellulaire du partenaire a par une enzyme membranaire spécifique thiol-peptidase (Miyakawa *et al.*, 1982; Jeong *et al.*, 1987). Ce métabolisme spécifique de la rhodotorucine A est activé par l'ion Ca2+ et constitue la réaction signal de la réception de l'information hormonale commandant la différenciation morphogénétique sexuelle. Celle-ci passe par l'inhibition temporaire du bourgeonnement végétatif et de la mitose, puis par le développement d'un tube copulateur orienté vers la cellule partenaire A et qui fusionnera avec elle (Tsuchiya *et al*,. 1978; Jeong *et al*,. 1987). Les précurseurs de la rhodotorucine A sont codés par trois gènes spécifiques du génotype A absents dans le génotype a (Akada *et al.*, 1989)

Spécificité des hyphes aériens

Le fait que la phéromone de répulsion agisse seulement ou plus efficacement sur les hyphes aériens que sur les hyphes rampants, impliquerait une différence de composition ou de comportement de la paroi de ces hyphes.

Pour recevoir le message de la phéromone, la paroi des hyphes aériens devrait contenir des récepteurs probablement protéiques capables de la reconnaître spécifiquement. La fixation de la phéromone sur ces récepteurs, réaction peut-être similaire à l'agglutination antigène-anticorps, activerait par une chaîne cytoplasmique intermédiaire une cascade de gènes agissant sur les microtubules nucléaires ou

cytoplasmiques ou sur le plan de mitose et modifiant finalement l'axe de croissance. Cette réponse aboutirait ainsi à l'expression du barrage mycélien.

Il se pourrait également que les récepteurs spécifiques de la phéromone soient des protéines spécifiques situées au niveau de la membrane nucléaire (C.A. Raper, 1983). La phéromone devrait alors traverser librement la paroi et la membrane cellulaire pour diffuser dans le cytoplasme jusqu'au noyau.

Les hyphes rampants, ne possédant pas ces récepteurs ou les possédant partiellement inactivés par un inhibiteur, ne seraient pas ou peu soumis à l'influence de la phéromone. Ils continueraient à croître les uns vers les autres à la surface du substrat, à se mêler et à fusionner.

On sait que la production de mycélium aérien est dépendante des facteurs d'incompatibilité comme le prouve la réduction importante du mycélium aérien dans ce qui est appelé le phénotype "plat" de l'hétérocaryon A=B≠ chez *Lenzites betulinus* (nos observations) ou *Schizophyllum commune* (Papazian, 1950). Ce phénotype a été également obtenu par mutation chez *Endothia parasitica*, ascomycète homothalle (Anagnostakis, 1984).

Par ailleurs une différence dans la régulation probablement génétique de la production d'hydrophobines serait à l'origine de l'émergence des hyphes aériens (Wessels, 1992). Il s'agit de petites protéines hydrophobes, riches en cystéine, qui sont excrétées dans le milieu de culture par les hyphes submergés mais s'accumulent dans les parois des hyphes aériens. Elles y forment des complexes hautement insolubles. Cette accumulation de différentes hydrophobines dans les parois ou leur diffusion dans le milieu pourrait conférer aux hyphes des propriétés spécifiques de surface et déterminer leur croissance aérienne.

Il est également possible que la différence de réponse des hyphes à l'action de la phéromone soit due simplement au degré d'hydratation de la paroi cellulaire. La paroi des hyphes rampants, en contact permanent avec l'agar, est fortement hydratée et enflée et ses composants diffusés dans le substrat immédiat (Roquebert & Minter, 1984). Ces conditions peuvent inactiver la réception de la phéromone.

L'orientation de croissance. Le rôle des organelles cellulaires

Le cytoplasme de l'extrémité des hyphes apicaux en croissance est chargé de vésicules en mouvement permanent autour du corps de Spitzen. Ces vésicules et le corps de Spitzen sont responsable de la synthèse des composants de la membrane et de la paroi cellulaire. Ils sont riches en polysaccharides et en enzymes, en particulier la chitine synthétase. Des microtubules cytoplasmiques orientés selon l'axe de croissance sont mêlés aux vésicules apicales. Ces microtubules sont identiques aux microtubules nucléaires associés au noyau. En deça de ces organelles apicales, des mitochondries allongées se maintiennent orientées vers le sommet de croissance de l'hyphe et assurent par la respiration l'énergie nécessaire à la croissance de l'hyphe.

Microtubules cytoplasmiques, vésicules, corps de Spitzen se déplacent en position subapicale lors d'une déviation de l'axe de croissance ou disparaissent dès l'arrêt de la croissance (Grove, 1978). L'orientation de la croissance est donc en relation directe avec la position de ces organelles (Howard, 1981; Gooday, 1983a). Lors de la formation de l'anse d'anastomose, les vésicules et microtubules disparaissent de l'apex

de l'hyphe et se retrouvent au point de croissance de l'anse à la base de la cellule. Il y a alors arrêt de la croissance apicale.

Il est de plus en plus probable que les microtubules ont un rôle dans la croissance de l'hyphe et son orientation, dans la division nucléaire et dans l'activité de synthèse et de sécrétion des vésicules, mais on ne connaît pas le mécanisme de leur fonctionnement ni le rôle du génome (Gooday, 1978). Une réorientation des microtubules cytoplasmiques est observée en réponse de l'hyphe en croissance à la nature et au relief du substrat, induisant la formation des appressoria chez *Uromyces* (Bourrett *et al.*, 1987) indiquant qu'ils seraient les récepteurs probables des signaux protéiques de la paroi.

L'orientation de croissance des hyphes apicaux est contrôlée génétiquement. De même la croissance linéaire des branches subitement déviée de son axe pour devenir collatérale dans la formation des rhizomorphes est sous contrôle génétique (Rayner *et al.*, 1985) On sait aussi que certains champignons croissent à la surface du substrat non de façon linéaire mais de façon spiralée. Quelle que soit l'orientation de la surface et les conditions exterieures, le sens de la spirale reste inchangé, suggérant qu'il est sous contrôle cytoplasmique ou nucléaire (Madelin *et al.*, 1978). Le phénomène qui n'est apparent que sur un substrat solide telle une gélose à 3% serait le résultat d'une rotation permanente de l'hyphe autour de son axe de croissance et serait déterminé génétiquement (Trinci *et al.*, 1979; Trinci, 1984).

La croissance linéaire des hyphes apicaux à la surface d'un milieu de culture est normalement réglée à la fois par un chimiotropisme vers les nutriments et un autotropisme tendant à limiter la concurrence entre hyphes. Cet équilibre est sans doute contrôlé génétiquement, puisqu'il peut être sujet à mutation (Trinci, 1984). L'apport d'oxygène à l'extrémité d'hyphes dévie ceux-ci vers la source, par une courbure qui fait suite à une activité respiratoire différente des mitochondries, au déplacement de celles-ci et des microtubules, et au déplacement du corps de Spitzen et des vésicules (Robinson, 1973).

Trinci (1978) a déjà suggéré la possibilité d'une relation cytoplasmique entre le mouvement des noyaux dans la cellule apicale et la croissance apicale de l'hyphe. Girbardt (1968), Raudaskoski (1972) et Girbardt & Hadrich (1975) montrent que le mouvement des noyaux après mitose lors de la migration nucléaire et l'initiation de la croissance des boucles d'anastomose sont en relation avec les mouvements des microtubules. Ces relations tendraient à appuyer les observations déjà mentionnées de Cosyns.

Action d'agents chimiques extérieurs sur l'orientation de croissance

La déviation de l'axe de croissance des hyphes apicaux aériens observée dans la formation des bourrelets mycéliens en bordure du barrage sexuel de Basidiomycètes serait donc gouvernée par un déplacement des vésicules et microtubules cytoplasmiques en conjonction possible avec un mouvement des noyaux. Mais l'origine et le mécanisme de la commande de la migration des organelles sont inconnus. Que ce déplacement soit une réponse à un agent chimique extérieur réceptionné en surface de la cellule apicale (telle une phéromone) ou à un agent chimique parvenu à la cellule apicale par voie interne, cette réponse est fournie et transmise aux vésicules soit

directement par le cytoplasme, soit par le noyau qui transmet l'ordre par voie cytoplasmiquee (Ojha & Dutta, 1978).

Rayner & Webber (1984) distinguent parmi les interactions d'antagonisme observées entre mycéliums d'espèces fongiques différentes confrontées en culture, celles qui n'impliquent pas de contact entre hyphes de celles où il y a contact. Dans le premier cas ils invoquent non seulement l'action à distance de substances volatiles ou diffusibles, mais aussi lorsque l'inhibition est réciproque, un échange réciproque de signaux chimiques entre opposants. Ces substances peuvent être fongitoxiques ou antibiotiques ou des phéromones. Lorsqu'une inhibition suit un contact entre hyphes sans fusion somatique, l'interférence hyphale aboutissant à l'inhibition doit commencer par une reconnaissance de surface entre hyphes (Ikediugwu, *et al.*, 1970; Rayner & Webber, 1984).

Il est connu que des Basidiomycètes produisent dans leur phase gazeuse des substances volatiles à effet fongitoxique, tels le cyanure d'hydrogène ou l'éthylène (Hutchinson, 1971). Nous savons que *Lenzites betulinus* émet dans la phase gazeuse de son enceinte de culture de nombreux métabolites volatiles.

Des agents antifongiques tels que la griséofulvine (appelée "curling factor", Brian *et al.*, 1946) agissent sur les protéines constitutives des microtubules, cytoplasmiques ou nucléaires, et dévient l'axe de croissance (Robertson, 1965; Raudaskoski & Huttenen, 1977). La podophyllotoxine inhibe la formation des protéines microtubulaires et trouble de ce fait la migration nucléaire (Ormerod *et al.*, 1976). Le carbamate de méthyl-benzimidazol (bénomyl) inhibe la tubuline des microtubules, dissout les vésicules, déplace les mitochondries, arrête la croissance et bloque la mitose (Howard & Aist, 1980; Gooday, 1983a, Jochova *et al.*, 1993). Des métabolites fongiques dénommés cytochalasines ont parmi leurs effets celui de troubler la croisssance en désordonnant le dépôt des substances de synthèse de la paroi (Gooday, 1983). Ces faits indiquent comme probables des relations génétiques entre la mitose, les microtubules nucléaires, les microtubules cytoplasmiques et l'orientation de croissance et l'action d'agents extérieurs sur l'orientation de la croissance hyphale

Courants inoniques intracellulaires et champ électrique superficiel.
Le galvanotropisme.

Divers auteurs de 1970 à 1980 ont mis en évidence des courants ioniques intracellulaires de K^+, Na^+ et Ca^{2+} établissant un gradient décroissant de potentiel entre la zone subapicale et l'extrémité de l'hyphe avec un effet sur l'orientation de la croissance [redacted] fonction de la présence extérieure d'ions (Gooday, 1983a).

Le mécanisme de polarisation de la croissance de l'hyphe et en particulier du transport directionnel des vésicules dans l'hyphe n'est pas encore élucidé (Prosser, 1993). Le rôle des microtubules cytoplasmiques comme rails dans ce déplacement est mis en doute par Temperli *et al.* (1991). Il suggère que d'autres facteurs entrent en jeu: les courants électriques développés par le mouvement des ions à travers l'hyphe entraineraient les vésicules de paroi par auto-électrophorèse et les gradients ioniques dans le cytoplasme auraient un rôle dans le maintien de cette organisation polarisée. On sait qu'une certaine concentration de l'inonophore calcique peut arrêter la formation et la migration des vésicules, la synthèse de la chitine et l'élongation de l'hyphe (Temperli

et al., 1991). Des courants électriques intracellulaires seraient en effet engendrés par l'absorption apicale d'ions positifs et leur expulsion dans une région distale de l'hyphe (Gow, 1984). Ce flux électrique interne développerait un potentiel électrique à la surface de l'hyphe et expliquerait le "galvanotropisme" des hyphes induisant une modification de leur orientation de croissance en réponse à un champ électrique externe (Prosser, 1993; Lever *et al.*, 1994). On ne pourrait donc exclure *a priori* un rôle du champ électrique cellulaire dans la répulsion mutuelle des hyphes hémi-compatibles A≠B=.

2. Hypothèse d'une production intracellulaire d'une substance morphogénétique active diffusant à travers le cytoplasme.

Nos observations montrent en effet que la formation des bourrelets de barrage a lieu après un contact préalable entre hyphes rampants des deux homocaryons confrontés conduisant à un certain nombre de fusions somatiques. Après la fusion somatique des hyphes, la reconnaissance intracellulaire des facteurs d'incompatibilité dans la cellule hétérocaryotique A≠B= ainsi formée pourrait induire un signal chimique spécifique agissant au niveau des cellules apicales des hyphes aériens du mycélium partenaire.

Cette hypothèse pourrait exclure l'existence d'une phéromone ou serait à la base de son induction. Après fusion et reconnaissance mutuelle des facteurs d'incompatibilité, la production de deux substances diffusibles serait induite réciproquement par chaque noyau hémi-compatible dans la cellule hétérocaryotique formée. Ces substances une fois activées par couplage migreraient de cellule en cellule à travers le septum grâce au flux cytoplasmique traversant les cellules jusque dans les hyphes apicaux. Une fois les hyphes apicaux atteints, la croissance de l'hyphe se poursuivrait en présence de ces substances actives susceptibles d'agir sur le plan de mitose ou la position des microtubules et des vésicules, les hyphes auraient alors leur axe de croissance modifié. Ils se recourberaient et formeraient les bourrelets mycéliens.

Dans cette hypothèse, toute l'information passerait par l'intermédiaire du cytoplasme, et la formation des bourrelets de barrage n'aurait lieu que dans un second temps, un ou deux jours après la fusion des hyphes rampants, le temps nécessaire à la reconnaissance des facteurs d'incompatibilité, à l'induction et la production de la substance active et son transfert jusqu'aux hyphes apicaux. En effet nous n'avons pu mettre en évidence le développement d'un barrage durant les 60 premières heures après confrontation des deux souches hémi-compatibles par le facteur B commun, alors que les hyphes rampants se rencontrent et fusionnent déjà 24 heures après la mise en confrontation. Cependant le transfert de cette substance active induite jusqu'aux hyphes apicaux reste problématique étant donné l'absence d'une migration nucléaire dans la confrontation A≠B=.

Contrôle des fusions somatiques

Chez les Basidiomycètes tétrapolaires, la plupart des auteurs (Dick, 1965; J.R. Raper, 1966; Sicari & Ellingboe, 1967; Raudaskoski, 1973; Nguyen & Niederpruem, 1983; C.A. Raper, 1983; Casselton, 1978; Giasson *et al.*, 1989; Marmeisse, 1991; Novotny *et al.*, 1991; Kues & Casselton, 1992) s'accordent à dire

qu'il n'y a pas d'interdit à la fusion somatique et que la reconnaissance des facteurs d'incompatibilité s'effectue intracellulairement à travers le cytoplasme, après la fusion.

Cependant moins de 5% des contacts entre hyphes donne lieu à une fusion (Admad & Miles, 1970a; Aylmore & Todd, 1984; Todd & Aylmore, 1985). Quelques auteurs proposent l'existence d'un contrôle des fusions par les facteurs d'incompatibilité. Ahmad & Miles (1970a) observent chez *Schizophyllum commune* que le pourcentage déjà faible de 3% des contacts mycéliens conduisant en une fusion entre deux homocaryons diminue à 0.7% lorsque le facteur A est commun. Smythe (1973) remarque aussi chez *Coprinus lagopus* que les fusions observées dans toutes les combinaisons d'homocaryons montrent une fréquence en relation avec les génotypes de compatibilité en contact, et la plus faible fréquence en présence d'homocaryons A≠ et B=.

Le mécanisme conduisant au contact des hyphes avant la fusion somatique est soit "télémorphotique", c'est-à-dire induisant à distance la formation latérale d'un apex hyphal, soit "tropique" attirant à distance l'extrémité d'un hyphe proche, au besoin par l'induction de la courbure de celui-ci (Ainsworth & Rayner, 1989). Nguyen & Niederpruem (1984) et Ahmad & Miles (1970b) constatent que les hyphes de partenaires compatibles s'attirent entre eux par chimiotropisme grâce à une substance sécrétée dans le milieu au point d'incurver leur direction de croissance de l'un vers l'autre. D'autre part Smythe (1973) déduit de la haute teneur en coenzyme Q10 au moment de la fusion l'existence d'un contrôle enzymatique des fusions par les facteurs de compatibilité s'exerçant avant, pendant ou après les contacts d'hyphes.

Mécanisme de réception après fusion somatique

Il est clairement établi que des fusions somatiques entre hyphes de génotypes compatibles, hémi-compatibles et incompatibles se produisent (Köhler, 1929, 1930; Sicari & Ellingboe, 1967; Smythe, 1973).

Raper & Esser (1961) ont montré l'existence de protéines spécifiques propres aux homocaryons. Dick (1965), présumant ces protéines en relation avec les enzymes concernées dans la migration nucléaire et la formation des boucles d'anastomose (A≠B≠), a suggéré leur dépendance génétique aux facteurs d'incompatibilité, les appelant "protéines d'incompatibilité" et leur attribuant le rôle soit de précurseur, soit de contrôle de la chaîne de réactions responsable de la dicaryose. Sachant que les facteurs d'incompatibilité comportent des gènes de reconnaissance allélique et des gènes de fonction, il devrait exister des "protéines alléliques" en interaction avec ces protéines de contrôle (Parag, 1965a, 1965b). Des études génétiques ultérieures ont précisé en effet que chaque locus α et β des deux facteurs A et B sont constitués d'une sous-unité de reconnaissance et d'une sous-unité de contrôle. La sous-unité de reconnaissance représentée par un allèle donné s'exprime dans un produit inactif s'il est seul ou couplé à son semblable ("homoduplexe", C.A. Raper, 1978) mais actif s'il est couplé au produit d'un allèle différent devenant un "hétéroduplexe" agissant alors sur la différenciation cellulaire, la dissolution des septa et la morphogenèse (Raper & Raper, 1973; Wessels, 1978). Cet hétéroduplexe se fixerait alors sur des séquences spéficiques de l'ADN des noyaux, provoquant l'expression des fonctions contrôlées par les facteurs d'incompatibilité (C.A. Raper, 1983; Novotny *et al.*, 1991; Kues & Casselton, 1992).

Cette action n'est manifeste que dans les 2 ou 3 jours après la reconnaissance *self/non self*. Les profils électrophorétiques des protéines cellulaires et des isoenzymes d'homocaryons et d'hétérocaryons de même lignée montrent des différences suggérant que ces substances actives pouraient être protéiques (Wessels, 1978). Certes ces études ont visé principalement la compréhension du mécanisme de migration nucléaire dans la formation du dicaryon et de l'hétérocayion A=B≠. Mais elles montrent que cette reconnaissance allélique et le processus morphogénétique qui s'en suit sont un mécanisme intracellulaire survenant lors de toute fusion somatique (C.A. Raper, 1978).

Après contact et fusion des hyphes, l'évolution des cytoplasmes maintenant en continuité dépendra de la reconnaissance *self/non self*. Dans le cas d'une incompatibilité génétique, deux réponses sont possibles: l'acceptation ou le rejet. Le choix entre ces options varie selon les cas et un transfert de gène ("gene flow") ou une compétition s'en suivra (Ainsworth & Rayner, 1989). Dans le cas d'une fusion A=B≠, il faut noter que s'il y a induction d'une substance morphogénétique jusque dans les articles apicaux des hyphes, sa transmission doit être associée à la migration nucléaire puisqu'il semble qu'il n'y a pas d'échange ni de migration de mitochondries ni de cytoplasme étranger après la fusion somatique (Casselton & Economou, 1985). Rayner & Coates (1986) montrent cependant chez *Stereum hirsutum* qu'un facteur régulateur de morphogenèse de nature cytoplasmique, mobile et transmissible entre homocaryons pourrait exister sans qu'il y ait migration nucléaire.

Dans le cas de la confrontation A≠B= formant le barrage sexuel, l'absence de migration de noyau et l'instabilité de l'hétérocaryon formé limité à quelques cellules des hyphes fusionnés semblent indiquer qu'il y a rejet mutuel et dès lors peu de chance pour un transfert de gène ou le transfert d'un facteur cytoplasmique de signalisation à fonction morphogénétique qui atteindrait les cellules apicales des hyphes aériens du mycélium partenaire pour en modifier l'axe de croissance.

3. L'hypothèse de l' induction d'une phéromone de répulsion après une reconnaissance préalable par contact d'hyphes

Dans l'hypothèse de la production d'une phéromone ou hormone de répulsion sexuelle agissant à distance sur l'orientation de croissance des hyphes du mycélium opposé, une reconnaissance préalable de la nature génétique hémi-compatible A_B= doit avoir lieu. Ou cette reconnaissance a lieu au niveau des hyphes aériens et à distance, ou elle a lieu lors du contact d'hyphes sur et dans le substrat de culture.

Comme il est apparu qu'un certain contrôle de la fusion somatique doit exister lors des contacts d'hyphes, et que des actions télémorphotiques entre hyphes confrontés ont été observées (Ainsworth & Rayner, 1989), il est nécessaire de supposer pour les comprendre l'existence d'un reconnaissance génétique *self/nonself* entre hyphes proches ou en contact dans le milieu de culture. Que la reconnaissance se fasse entre hyphes à distance, elle se ferait par une phéromone de reconnaissance à distance diffusible dans le milieu aqueux et forcément à fonction d'attraction et qui ne serait pas la phéromone de répulsion sexuelle. Que la reconnaissance ait lieu lors du contact entre hyphes, il s'agirait d'un mécanisme indépendant faisant suite à une attraction préalable entre hyphes ou une rencontre d'hyphes sans attraction.

Cette reconnaissance opérée par chacun des partenaires induirait en lui-même une substance messagère mobile, transmissible par le courant cytoplasmique jusqu'à ses hyphes apicaux aériens où la cascade phéromonale de répulsion serait induite.

Cette ajustement de l'hypothèse de Vandendries d'"émanations gazeuses" que nous disons de nature phéromonale agissant particulièrement au niveau des hyphes aériens et impliquant une reconnaissance génétique préalable par les hyphes rampants et intramatriciels expliquerait le délai observé de plus de deux jours dans l'apparition du barrage sexuel.

CONCLUSION

Les observations de Vandendries et de Brodie sur la tétrapolarité sexuelle de *Lenzites betulinus* et les interactions d'incompatibilité sexuelle, [redacted] particulier le barrage sexuel, ont été confirmées. Cependant, en accord avec une décision arbitraire généralement acceptée mais inverse de la décision originale adoptée par Oort (1929), sur les fonctions génétiques respectives des facteurs A et B et grâce à la technique de rétroconfrontation pour déceler la migration nucléaire due à l'activité du facteur B, il est établi que la réaction de barrage sexuel est le fait de l'activité du facteur A (allèles A différents) associée à l'inactivité du facteur B (allèles [redacted] identiques). Le multiallélisme déjà observé chez *Lenzites betulinus* est également confirmé.

L'hypothèse de Vandendries d'une action à distance et réciproque d'"émanations gazeuses" entre mycéliums hémi-compatibles de facteur A différent et B commun devant fournir une explication à la répulsion mutuelle des hyphes de part et d'autre du barrage est amendée et reformulée à la lumière des connaissances actuelles. L'hypothèse de Vandendries serait celle de l'existence d'une phéromone de répulsion sexuelle. Si un mécanisme entièrement intracellulaire induite chez le partenaire au départ d'une reconnaissance lors des fusions somatiques, l'hypothèse revue de Vandendries d'une phéromone de répulsion apparaît comme l'hypothèse la plus probable si la production de cette phéromone résulte de la reconnaissance génétique préalable de l'autre par chacun des partenaires. .

Comme le remarquent justement Rayner *et al.* (1984), trop peu d'études depuis celle de Vandendries & Brodie (1933c) ont porté sur les interactions mycéliennes entre homocaryons hémi-compatibles chez les Basidiomycètes.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Professeur Emérite J. Boidin, de Lyon et la Professeur Marie-France Roquebert du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, Paris, pour la lecture de notre manuscrit et leurs heureuses suggestions.

BIBLIOGRAPHIE.

ABE K., KUSAKA I. and FUKUI S., 1975 - Morphological change in the early stages of the mating process of *Rhodosporidium toruloides*. *J. Bact.* 122 (2): 710-718.

AHMAD S.S. and MILES P.G., 1970a - Hyphal fusions in the the wood-rotting fungus *Schizophyllum commune*. I. The effects of incompatibility factors. *Gen. Res.* 15: 19-28.

AHMAD S.S. and MILES P.G., 1970b - Hyphal fusions in the the wood-rotting fungus *Schizophyllum commune*. II. The effects of environmental and chemical factors. *Mycologia* 62: 1008-1017

AINSWORTH A.M. and RAYNER A.D.M,. 1989 - Hyphal and mycelial responses associated with genetic exchange within and between species of the basidiomycete genus *Stereum*. *J. Gen. Microbiol.* 135: 1643-1659.

AKADA R., KAI J., YAMASHITA I., MIYAKAWA T. and FUKUI S., 1989 - Genomic organization of multiple genes coding for rhodotorucine A, a lipopeptide mating pheromone of the basidiomycetous yeast *Rhodosporidium toruloides*. *Arch. Microbiol.* 152: 484-487.

ANAGNOSTAKIS S.L., 1984 - The mycelial biology of *Endothia parasitica*. I. Nuclear and cytoplasmic genes that determine morphology and virulence. *In: The ecology and physiology of the fungal mycelium*. JENNINGS D.H. & RAYNER A.D.M. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 8, Cambridge University Press, p. 499-508.

ANDERSON M.R. and DEPPE C.S., 1976 - Control of fungal development. I. The effects of two regulatory genes on growth in *Schizophyllum commune*. *Devel. Biol.* 53: 21-29.

AYLMORE R.C and TODD, N.K., 1984 - Hyphal fusion in *Coriolus versicolor*. *In: The ecology and physiology of the fungal mycelium*. JENNINGS D.H. & RAYNER A.D.M. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 8, Cambridge University Press, p. 103-125.

BAMBURY G.H., 1954 - Processes controlling zygophore formation and zygotropism in *Mucor mucedo* Brefeld. *Nature* 4402: 499-500.

BANDONI R.J., 1965 - Secondary control of conjugation in *Tremella mesenterica*. *Can. J. Bot.* 43: 627-630.

BOIDIN J., 1980 - La notion d'espèce. II: Les mycéliums et les cycles des basidiomycètes saprophytes. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 96: 5-16.

BOIDIN J., 1986 - Intercompatibility and the species concept in the saprobic Basidiomycotina. *Mycotaxon* 26: 319-336.

BOURETT T., HOCH H.C. and STAPLES R.C., 1987 - Association of the microtubule cytoskeleton with the thigmotropic signal for appresorium formation in *Uromyces*. *Mycologia* 79: 540-545.

BRIAN P.W., CURTIS P.J. and HEMMING H.G., 1946 - A substance produced by *Penicillium janczewskii* Zal. I. Biological assay, production and isolation of "curling factor". *Trans. Brit. mycol. Soc.* 29: 173-187.

BRODIE H.J., 1936 - The barrage phenomenon in *Lenzites betulina*. *Genetica* 18: 61-73.

BRODIE H.J., 1948 - Tetrapolarity and unilateral diplodization in the bird's nest fungus *Cyathus stercoreus*. *Am. J. Bot.* 35: 312-320.

BROCK T.D., 1958 - Protein as a specific cell surface component in the mating reaction of *Hansenula wingei*. *J. Bact.* 76: 334-335.

BU'LOCK J.D., BRIAN E.J. and WINSKILL, N., 1974 - Structures of the mating-type-specific prohormones of Mucorales. *J.C.S. Chem. Comm.* 1974: 708-709.

BU'LOCK J.D., JONES B.E. and WINSKILL N., 1976 - The apocarotenoid system of sex hormones and prohormones in Mucorales. *Pure and appl. Chem.* 47: 191-202.

CASSELTON L.A., 1978 - Dikaryon formation in higher Basidiomycetes. *In: The filamentous fungi, III. Developmental mycology.* SMITH J.E. & BERRY D.R. (Eds.), Arnold, London, p. 275-279.

CASSELTON L.A. and ECONOMOU A., 1985 - Dicaryon formation. *In: Developmental biology of higher fungi*, MOORE D., CASSELTON L.A., WOOD D.A. & FRANKLAND J.C. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 10, Cambridge University Press, p. 213-229.

DARMONO T.W. and BURDSALL H.H., 1992. Morphological characteristics of incompatibility reactions and evidence for nuclear migration in *Armillaria mellea*. *Mycologia* 84 (3): 367-375.

DAY P.R., 1965 - The genetic of tetrapolar incompatibility. *In: Incompatibility in fungi*. ESSER K. & RAPER J.R. (Eds.), Symposium held at the 10th International Congress of Botany, Edinburg, August 1964, Springer-Verlag, Berlin, p. 67-79.

DAY P.R., 1978. Evolution of incompatibility. *In: Genetics and morphogenesis of the Basidiomycetes*. SCHWALB M.N. & MILES P.G. (Eds.), Academic Press, New York, p. 31-54.

DESAI W.B. and PEERALLY M.A., 1994 - Taxonomic and genetical studies of *Coprinus castaneus* Berk. and Br., a new indigenous mushrooms from Mauritius. *Proc. 1st Conf. on African Mycology, Mauritius, 1990*, Louvain-la-Neuve, p. 81-91.

DICK S., 1965 - Physiological aspects of tetrapolar incompatibility. *In: Incompatability in fungi*. ESSER K. & RAPER J.R. (Eds.), Symposium held at the 10th International Congress of Botany, Edinbourg, August 1964, Springer-Verlag, Berlin, p. 72-80.

EGER G., 1978 - Biology and breeding of *Pleurotus*. *In: The Biology and cultivation of edible muschrooms*. CHANG, S.T. & W.A. HAYES (Eds.), Academic Press, New York, p. 497-520.

ELLINGBOE A.H., 1964 - Nuclear migration in dikaryotic-homokaryotic matings in *Schizophyllum commune*. *Amer. J. Bot.* 51 (2): 133-139.

FULTON I.W., 1950 - Unilateral nuclear migration and the interaction of haploid mycelia in the fungus *Cyathus stercoreus*. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S.* 36: 306-312.

GIASSON L., SPECHT C.A., MILGRIM C., NOVOTNY C.P. and ULLRICH R.C., 1989 - Cloning and comparison of Aa mating-type alleles of the Basidiomycete *Schizophyllum commune*. *Mol. Gen. Genet.* 218: 72-77.

GIRBARDT M., 1968 - Ultrastructure and dynamics of the moving nucleus. *In: Aspect of Cell motility*, XXIth Symposium of the Society of Experimental Biology. Cambridge University, New York, p. 249-259.

GIRBARDT M. und HADRICH H., 1975 - Ultrastruktur der Pilzkernes. Genese des Kernassorziierten Organells (NAO='KCE'). *Z. allg. Mikrobiol.* 15: 157-173.

GOODAY G.W., 1978 - The enzymology of hyphal growth. *In: The filamentous fungi, III. Developmental mycology*. SMITH J.E. & BERRY D.R. (Eds.), Arnold, London, p. 51-77.

GOODAY G.W., 1983a - The hyphal tip. *In: Fungal differentiation, a contemporary synthesis*. SMITH J.E. (Ed.), Marcel Dekker, New York, p. 315-356.

GOODAY G.W., 1983b - Hormones and sexuality in fungi. *In: Secondary metabolites and differentiation of fungi*. BENNETT J.W. and CIEGLER A. (Eds.) Marcel Dekker, New York, p. 239-266.

GORDON S.A. and PETERSEN R.H., 1991 - Mating systems in *Marasmius*. *Mycotaxon* 61 (2): 371-386.

GOW N.A.R., 1984 - Transhyphal electriccal currents in fungi. *J. gen. Microbiol.* 130: 3313-3318.

GROVE S.N., 1978 - The cytology of hyphal tip growth. *In: The filamentous fungi, III. Developmental mycology*. SMITH J.E. and BERRY D.R. (Eds.), Arnold, London, p. 28-50.

HOWARD R.C., 1981 - Ultrastructural analysis of hyphal tip cell growth in fungi: Spitzenkorper, cytoskeleton and endomembranes after freeze-substitution. *J. Cell Science* 48: 89-103.

HOWARD R.C. and AIST J.R., 1980 - Cytoplasmic microtubules and fungal morphogenesis: ultrastructural effect of methyl benzimidazole-2-yl carbamate determined by freeze-substitution of hyphal tip cells. *J. Cell Biology* 106: 1997-2010.

HUTCHINSON S.A., 1971 - Biological activity of volatile fungal metabolites. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 57: 185-200.

IKEDIUGWU F.E.O., DENNIS C. and WEBSTER J., 1970 - Hyphal interference by *Peniophora gigantea* against *Heterobasidium annosum*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 54: 307-309.

JEONG Y.K., MIYAKAWA T., IMABAYASHI A., TSUCHIY, E. and FUKUI S., 1987 - Interaction with phospholipids of a membrane thiol-peptidase that is essential for the signal transduction of mating pheromone in *Rhodosporidium toruloides*. *Eur. J. Biochem.* 169: 511-515.

JOCHOVA J., RUPES I. and PEBERDY J.F., 1993 - Effect of the microtubule inhibitor benomyl on protein secretion in *Aspergillus nidulans*. *Mycol. Res.* 97: 23-27.

KEMP R.F.O., 1974 - Bifactorial incompatibility in the two-spored basidiomycetes *Coprinus sassii* and *C. bilanatus*. *Trans. Brit. mycl. Soc.* 62: 547-555.

KEMP R.F.O., 1980 - Genetics of A-B-C type heterokaryon incompatibility in *Coprinus bisporus*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 75: 29-35.

KNIEP H., 1920 - Uber morphologische und physiologische geschlechts-differenzierung. Untersuchungen an Basidiomyceten. *Verh. physik.-mediz. Ges. Wurzburg*. 46: 1-18.

KNIEP H., 1929 - Vererbungserscheinungen bei Pilzen, *Bibliographia genetica* 5: 72-475.

KOLTIN Y., 1978 - Genetic structure of incompatibility factors. The ABC of sex. *In: Genetics and morphogenesis of the Basidiomycetes*. SCHWALB M.N. & MILES P.G. (Eds.), Academic Press, New York, p. 31-54.

KOLTIN Y. and FLEXER A.S., 1969 - Alteration of nuclear distribution in B-mutant strains of *Schizophyllum commune*. *J. Cell Sci.* 4: 739-749.

KÖHLER E., 1929 - Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Anestomosen der Pilze.I. *Planta* 8: 140-153.

KÖHLER E., 1930 - Zur Kenntnis de Vegetativen Anastomosen de Pilze. II. *Planta* 10:495-522.

KUES U. and CASSELTON L.A., 1992 - Fungal mating type gene-regulators of sexual development. *Mycol. Res.* 96 (12): 993-1006.

KÜHNER R., 1977 - Variation of nuclear behaviour in the Homobasidiomycetes. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 68: 1-16.

LEVER M.C., ROBERTSON B.E.M., BUCHAN A.D.B., MILLE P.F.P., GOODAY G.W. and GOW N.A.R., 1994 - pH and Ca2+ dependent galvanotropism of filamentous fungi: implications and mechanisms. *Mycol. Res.* 98: 301-306.

LEVI J.D., 1956 - Mating reaction in yeast. *Nature* 177: 753-754.

MACHLIS L., 1972 - The coming of age of sex hormones in plants. *Mycologia* 64: 235-247.

MADELIN M.F., TOOMER D.K. and RYAN J., 1978 - Spiral growth of fungus colonies. *J. gen. Microbiol.* 106: 73-80.

MALLET K.I. and HARRISON L.M., 1988 - The mating system of the fairy ring fungus *Marasmius oreades* and the genetic relationship of fairy rings. *Can. J. Bot.* 66: 1111-1116.

MARCHANT R. and WESSELS J.G.H., 1974 - An ultrastructural study of septal dissocultion in *Schizophyllum commune*. *Arch. Microbiol.* 96: 175-182.

MARMEISSE R., 1988 - Parasexual analysis of common-A crosses in the Basidiomycete *Agrocybe aegerita*. *Sexual Plant Reproduction* 1: 195-201.

MARMEISSE R., 1991 - Parasexual analysis in the basidiomycete mushroom *Agrocybe aegerita* common B and common AB crosses. *Mycol. Research* 95 (4): 465-468

MAYFIELD J.E., 1974 - Septal involvement in nuclear migration in *Schizophyllum commune*. *Arch. Microbiol.* 95: 115-124.

MIYAKAWA T., NISHIHARA M., TSUCHIYA E. and FUKUI S., 1982 - Role of metabolism of the mating pheromone in sexual differentiation of the Heterobasidiomycete *Rhodosporidium toruloides*. *J. Bact.* 151: 1184-1194.

NGUYEN T.T. and NIEDERPRUEM D.J., 1984 - Hyphal interactions in *Schizophyllum commune* : the di-mon mating. *In: The ecology and physiology of the fungal mycelium*. JENNINGS

D.H. & RAYNER A.D.M. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 8, Cambridge University Press, p. 73-102.

NIEDERPRUEM D.J., 1980 - Direct studies of dikaryotisation. *Arch. Microbiol.* 128: 162-171.

NOBLES, M.K. 1948. Studies in forest pathology. VI. Identification of cultures of wood-rotting fungi. *Can. J. Res.* C 26: 281-431.

NOEL T., HO HUYNH T.D. and LABARERE J., 1991. Genetic variability of the wild incompatibility alleles of the tetrapolar basidiomycete *Agrocybe aegerita. Theor appl Genet.* 81: 745-751.

NOVOTNY C.P., STANKIS M.M., SPECHT C.A., YANG H., ULLRICH R.C. and GIASSON L., 1991 - The Aa Mating Type Locus of *Schizophyllum commune. In: More gene manipulations in fungi.* BENNETT J.W. & LASURE L. (Eds) Academic Press, New York, p. 234-257.

OJHA M. and DUTTA S.K., 1978 - Nuclear control of differentiation. *In: The filamentous fungi, III Developmental mycology.* SMITH J.E. & BERRY D.R. (Eds.), Arnold, London, p. 9-27.

OORT A.J.P., 1929 - The sexuality of *Coprinus fimetarius* (Preliminary note). *Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Proc. Sect. Sc.* 32: 1355-1360.

OORT A.J.P., 1930 - Die Sexualiät von *Coprinus fimetarius. Rec. Trav. Bot. Néerland.* 27: 85-148.

ORMEROD W., FRANCIS S. and MARGULIS L., 1976 - Delay in the appearance of clamp connections in *Schizophyllum commune* by inhibitors of microtubule protein assembly. *Microbios* 17: 189-205.

PAPAZIAN H.P., 1949 - The incompatibility factors in *Schizophyllum commune. An. J. Bot.* 36: 813.

PAPAZIAN H.P., 1950 - Physiology of the incompatibility factors [redacted] *Schizophyllum commune. Bot. Gaz.* 112: 143-163.

PARAG Y., 1965a - Common-B heterokaryosis and fruiting in *Schizophyllum commune. Mycologia* 57: 543-561.

PARAG Y., 1965b - Genetic investigation into the mode of action of the genes controlling self incompatibility and heterothallism in Basidiomyceten. *In: Incompatibility in fungi.* ESSER K. and RAPER J.R. (Eds.), Symposium held [redacted] the 10th International Congress of Botany, Edinbourg, August 1964, Springer-Verlag, Berlin, p. 80-98.

PROSSER J.I., 1993 - Growth kenetics of mycelial colonies and aggregates of Ascomycetes. *Myc. Res.* 95: 513-528.

QUINTANILHA A., 1935 - Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes. *Boletin Soc. Broteriana* 10: 289-332.

QUINTANILHA A. et PINTO-LOPES J., 1950 - Aperçu sur l'état actuel des connaissances concernant la conduite sexuelle des espèces d'hyménomycètes. *Boletin Soc. Broteriana* 24: 115-290.

RAPER C.A., 1978 - Control of development by the incompatibility system in Basidiomycetes. *In: Genetics and morphogenesis of the Basidiomycetes,* SCHWALB M.N. and MILES P.G. (Eds.), Academic Press, New York, p. 3-29.

RAPER C.A., 1983 - Controls for development and differentiation of the dicaryon in Basidiomycetes. *In: Secondary Metabolism and Differentiation in Fungi.* BENNETT J.W. & CIEGLER A. (Eds.) Mycology series, 5, Marcel Dekker, New York, p. 195-238.

RAPER C.A., 1985 - Strategies for mushroom breeding. *In: Developmental biology of higher fungi.* MOORE D., CASSELTON L.A., WOOD D.A. & FRANKLAND J.C. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 10, Cambridge University Press, p. 513-528.

RAPER C.A. and RAPER J.R., 1973 - Mutational analysis of a regulatory gene for morphogenesis in *Schizophyllum commune. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 70: 1427-1431.

RAPER J.R., 1939 - Sexual hormones in *Achlya.* I. Indicative evidence of [redacted] hormonal coordinating mechanism. *Am. J. Bot.* 26: 639-650.

RAPER J.R., 1952 - Chemical regulation of the sexual processes in the Thallophytes. *Bot. Rev.* 18: 447-545.

RAPER J.R., 1966 - *Genetics and sexuality in higher fungi*. Ronald Press, New York, 283 p.

RAPER J.R. and ESSER K., 1961 - Antigenic differences due to the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. Z. Vereb.-Lehre 92: 439-444.

RAUDASKOSKI M., 1973 - Light and electron microscope study of unilateral mating between a secondary mutant and a wild type strain of *Schizophyllum commune*. *Protoplasma* 76: 35-48.

RAUDASKOSKI M., 1972 - Occurrence of microtubules in the hyphae of *Schizophyllum commune* during intracellular nuclear migration. *Arch. Mikrobiol.* 86: 91-100.

RAUDASKOSKI M. and HUTTENEN E., 1977 - The effect of griseofulvin on nuclear distribution in dikaryon of *Schizophyllum commune*. *Mykosen* 20: 339-348.

RAYNER A.D.M. and COATES D., 1986 - Regulation of mycelial organisation and responses. *In*: *Evolutionary biology of the fungi*. A.D.M. RAYNER, C.M. BRASIER & MOORE D. (Eds), Brit. mycol. Soc. Symposium Bristol, 1986, Cambridge University Press, Cambridge, p. 115-136.

RAYNER A.D.M., COATES D., AINSWORTH A.M., ADAMS T.J.H., WILLIAMS E.N.D. and TODD N.K., 1984 - The biological consequences of the individualistic mycelium. *In*: *The ecology and physiology of the fungal mycelium*, JENNINGS D.H. & RAYNER A.D.M. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 8, Cambridge University Press, p. 509-540.

RAYNER A.D.M., POWELL K.A., THOMPSON W. and JENNINGS, D.H., 1985 - Morphogenesis of vegetative organs. *In: Developmental biology of higher fungi*. MOORE D., CASSELTON L.A., WOOD D.A. & FRANKLAND J.C. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 10, Cambridge University Press, p.249-279.

RAYNER A.D.M. and WEBBER J.F., 1984 - Interspecific myceliam interactions - an overview. *In*: *The ecology and physiology of the fungal mycelium*. JENNINGS D.H. & RAYNER A.D.M. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 8, Cambridge University Press, p. 382-417.

REID I.D., 1974 - Properties of conjugation hormones (erogens) from the basidiomycete *Tremella mesenterica*. *Can. J. Bot.* 52: 521-524.

ROBERTSON N.F., 1965 - The fungal hypha. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 48: 1-8.

ROBINSON N.F., 1973 - Chemotropism in fungi. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 61: 303-313.

ROQUEBERT M.-F. et MINTER D., 1984 - Modifications structurales de la paroi liées à l'environnement. *Cryptog. Mycol.* 5: 121-133.

RYVARDEN L. and GILBERTSON R.L., 1993 - *European Polypores. I. Abortiporus - Lindtneria. Synopsis fungorum 6, Fungiflora, Oslo* p. 377-379.

SAKAGAMI Y., ISOGAI A., SUSUKI A., TAMURA S., KITADA C. and FUJINO M., 1979 - Structure of tremerogen A-10, a peptidal hormone inducing conjugation tube formation in *Tremella mesenterica*. *Agric. Biol. Chem.* 43: 2643-2645.

SAKAGAMI Y., YOSHIDA M., ISOGAI A. and SUSUKI A., 1981 -Structure of tremerogen a-13, a peptidal sex hormone of *Tremella mesenterica*. *Agric. Biol. Chem.* 43: 2643-2645.

SCHMIDT O. and MORETH-KEBERNIK U., 1991 - Homocaryon pairing of the dry rot fungus *Serpula lacrymans*. *Mycol. Res.* 12: 1382-1386.

SICARI L.M. and ELLINGBOE A.H., 1967 - Microscopal observations of initial interactions in various matings of *Schizophyllum commune* and of *Coprinus lagopus*. *Amer. J. Bot.* 54 (4): 437-439.

SMYTHE R., 1973 - Hyphal fusions in the basidiomycete *Coprinus lagopus* sensu Buller. I. Some effects of incompatibily factors. *Heredity* 31 (1): 107-111.

SNIDER P.J., 1965 - Incompatibility and nuclear migration. *in: Incompatibility in fungi*, ESSER K. and RAPER J.R. (Eds.), Symposium held at the 10th International Congress of Botany, Edinbourg, August 1964, Springer-Verlag, Berlin, p. 52-70.

SPRAGUE, G.F., 1991 - Signal transduction in yeast mating. *Reviews, Elsevier Science* 7 (11-12): 393-398.

STALPERS J.A., 1978 - Identification of wood-inhabiting aphyllophorales in pure culture. *Studies in Mycology* 16, p.

TEMPERLI E., ROOS U.P. and HOHL H.R., 1991 - Germ tube growth and the microtubule cytoskeleton in *Phytophthora infestans*: effects of antagonists of hyphal growth, microtubule inhibitors and ionophores. *Mycol. Res.* 95: 611-617.

TODD N.K. and AYLMORE R.C., 1985 - Cytology of hyphal interactions and reactions in *Schizophyllum commune*. *In: Developmental biology of higher fungi.* MOORE D., CASSELTON L.A., WOOD D.A. & FRANKLAND J.C. (Eds.). Brit. mycol. Soc. Symposium 10, Cambridge University Press, p. 231-248.

TODD N.K. and RAYNER A.D.M., 1980 - Fungal individualism. *Sci. Prog. Oxf.* 66: 331-354.

TRINCI A.P.J., 1978 - The duplication cycle and vegetative development in moulds. *in: The filamentous fungi, III. Developmental mycology.* SMITH J.E. & BERRY D.R. (Eds.), Arnold, London, p. 132-163.

TRINCI, A.P.J., 1984 - Regulation of hyphal branching and hyphal orientation. *In: The ecology and physiology of the fungal mycelium.* JENNINGS D.H. & RAYNER A.D.M. (Eds.), Brit. mycol. Soc. Symposium 8, Cambridge University Press, p. 23-52.

TRINCI A.P.J., SAUNDERS P.T., GOSRANI R. and CAMPBELL K.A.S., 1979 - Spiral growth of mycelia and reproductive hyphae. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 73: 283-292.

TSUCHIYA E., ABE K. and FUKUI S., 1978 - Sequence of events in early stages of sexual differentiation caused by rhodotorucine A, a fungal sex hormone: biological determination using matingless mutants derived from *Rhodosporidium toruloides* M 107. *J. gen. appl. Microbiol.* 24: 291-294.

VANDENDRIES R., 1923a - Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. *Mem. Ac. Roy. Belg. Cl. Sc.* 5: 1-98.

VANDENDRIES R., 1923b - Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 56: 73-97.

VANDENDRIES R., 1925 - Les mutations sexuelles des Basidiomycètes. *Bul. Soc. Roy. Bot. Belg.* 58: 28-37.

VANDENDRIES R., 1927 - Les mutations sexuelles, l'hétéro-homothallisme et la stérilité entre races géographiques de *Coprinus micaceus. Mém. Ac. Roy. Belg. Cl. Sc.* 9, 50 p.

VANDENDRIES R., 1929 - Les relations entre souches étrangères expliquées par les aptitudes sexuelles des individus parthénogéniques chez *Coprinus micaceus. Bull. Soc. Mycol. Fr.* 45: 216-248.

VANDENDRIES R., 1931 - Les aptitudes et les mutations sexuelles chez *Panaeolus papilionaceus* Fr. *Rec. Trav. Crypt. déd. L. Mangin, Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, p. 1-9.

VANDENDRIES R., 1932a - La tétrapolarité sexuelle de *Pleurotus columbinus. La Cellule* 41 (3): 267-278.

VANDENDRIES R., 1932b - Etude d'analyse, par la photographie, des tendances sexuelles de *Pleurotus columbinus. C.R. Congr. A.F.A.S., Bruxelles*, p. 271-272.

VANDENDRIES R., 1933a - Nouvelles investigations dans le domaine sexuel des Hyménomycètes. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 49: 130-165.

VANDENDRIES R., 1933b - De la valeur du barrage sexuel, comme critérium dans l'analyse d'une sporée tétrapolaire de Basidiomycètes: *Pleurotus ostreatus. Genetica* 15: 202-212.

VANDENDRIES R., 1934a - Les barrages sexuels chez *Lenzites betulina*, Note rectificative. *C.R. Ac. Sc. Paris* 198: 193-194.

VANDENDRIES R., 1934b - Nouvelles recherches expérimentales sur les barrages sexuels de *Lenzites betulina* (L.)Fr. *Genetica* 16: 389-400.

VANDENDRIES R., 1937a - Nouveaux aperçus sur la sexualité des Basidiomycètes. *C.R. Ac. Sc. Paris* 204: 1084-1086.

VANDENDRIES R., 1937b - Les modalités sexuelles des Basidiomycètes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 70: 66-85.

VANDENDRIES R. et BRODIE H.J., 1933a - La tétrapolarité et l'étude expérimentale des barrages sexuels chez les Basidiomycètes (note préliminaire). *Acad. Roy. Belg. Bull. Cl. Sc.* 19: 1-8.

VANDENDRIES R. et BRODIE H.J., 1933b - Manifestation de barrages sexuels dans le champignon tétrapolaire *Lenzites betulina* (L.)Fr. *Bull. Soc. bot. Belg.* 65: 109-111.

VANDENDRIES R et BRODIE H.J., 1933c - Nouvelles investigations dans le domaine de la sexualité des Basidiomycètes et étude expérimentale des barrages sexuels. *La Cellule* 42: 163-210.

VANDENDRIES R. et BRODIE H.J., 1933d - Les radiations sexuelles chez les Champignons. *C.R.Ac. Sc. Paris* 196: 721-723.

VAN DEN ENDE H., 1978 - Sexual morphogenesis in the Phycomycetes. *In: The filamentous fungi. III. Developmental mycology*. SMITH J.E. & BERRY D.R. (Eds.) Arnold, London, p. 257-274.

VAN DEN ENDE, H., 1983 - Fungal pheromones. *In*: *Fungal differentiation*. SMITH J.E. (Ed.) Marcel Dekker, New York, p. 449-479.

WESSELS J.G.H., 1978 - Incompatibility factors and the control of biochemical processes. *In: Genetics and Morphogenesis in the Basidiomycetes*. SCHWALB M.N. and MILES P.G. (Eds.), Academic Press, New York, p. 81-104.

WESSELS J.G.H., 1992 - Gene expression during fruiting in *Schizophyllum commune*. *Mycol. Res.* 96: 609-620.

WILSON A.D., 1990 - The genetics of sexual incompatibility in the indian paint fungus *Echinodontium tinctorium*. *Mycologia* 82: 332-341.

WONG G.J. and WELLS K., 1987 - Comparative morphology, compatibility, and interfertility of *Auricularia cornea*, *A. polytricha* and *A. tenuis*. *Mycologia* 79 (6): 947-856.